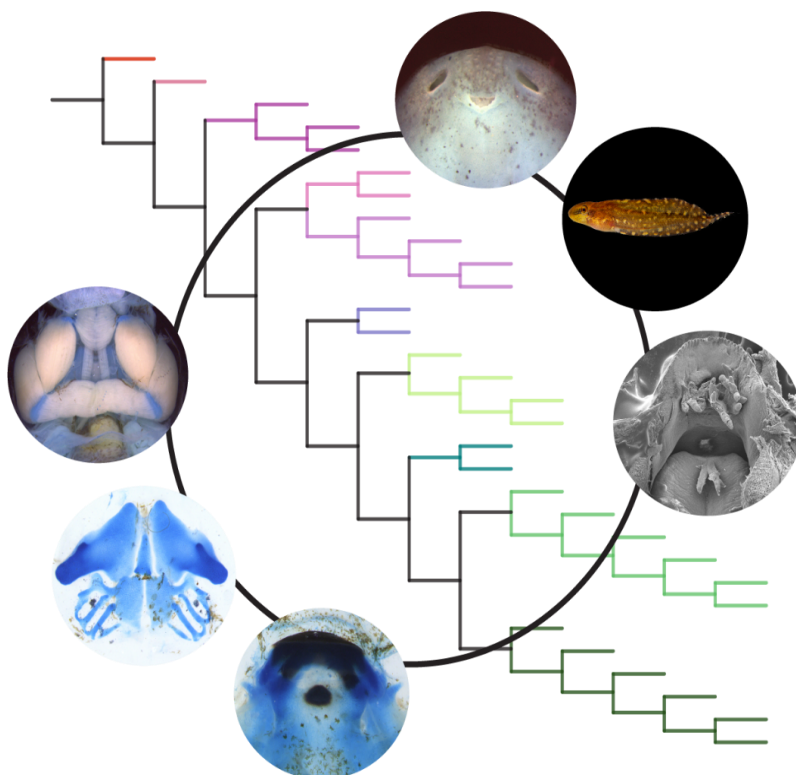


BÁRBARA CAROLINE MARCONDES

**Evolução e diversificação da morfologia larval na tribo Dendropsophini
(Anura: Hylidae: Hylinae)**



BELO HORIZONTE

2023

BÁRBARA CAROLINE MARCONDES

**Evolução e diversificação da morfologia larval na tribo Dendropsophini
(Anura: Hylidae: Hylinae)**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Tiago Leite Pezzuti

BELO HORIZONTE
Universidade Federal de Minas Gerais

2023

043

Marcondes, Bárbara Caroline.

Evolução e diversificação da morfologia larval na tribo Dendropsophini (Anura: Hylidae: Hylinae) [manuscrito] / Bárbara Caroline Marcondes. – 2023.

142 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Tiago Leite Pezzuti.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Larva. 3. Carnivoridade. 4. Cavidade Bucal. I. Pezzuti, Tiago Leite. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

BÁRBARA CAROLINE MARCONDES

Ao vigésimo oitavo do mês de abril do ano de dois mil e vinte e três, às nove horas, ocorreu a defesa de Mestrado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Mestranda Bárbara Caroline Marcondes intitulada: **“Evolução e diversificação da morfologia larval na tribo Dendropsophini Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae: Hylinae)”**. Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. Tiago Leite Pezzuti, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a discente para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Pedro Henrique dos Santos Dias, Victor Goyannes Dill Orrico, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da discente.

Após a arguição, apenas os examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi APROVADO SEM ALTERAÇÕES.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Assinatura dos membros da banca examinadora:



Documento assinado eletronicamente por **Pedro Henrique dos Santos Dias, Usuário Externo**, em 28/04/2023, às 23:47, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Victor Goyannes Dill Orrico, Usuário Externo**, em 02/05/2023, às 10:20, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Tiago Leite Pezzuti, Usuário Externo**, em 03/05/2023, às 10:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **2264268** e o código CRC **95A3E83E**.

**Aos maiores amores da minha vida, minha
mãe, Ivone, e meu irmão, Miguel.**

AGRADECIMENTOS

Sou extremamente agradecida por todos que contribuíram e me inspiraram para chegar até aqui hoje. Este trabalho não seria possível sem meu orientador, Tiago Pezzuti. Prezosa, você me apoiou e me inspirou de todas as formas imagináveis. Eu aprendi muito com você nesses dois anos. Obrigada por confiar em mim e me apresentar o fantástico universo dos girinos, que virou a grande paixão da minha vida. Você é uma grande inspiração, o mundo e a ciência estão melhores com seu olhar minucioso e atento. Ganhei um grande amigo, obrigada por tanto!

Agradeço ao programa de pós graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais, e a FAPEMIG pela bolsa concedida. À CAPES pela concessão do PROAP e FAPEMIG pela taxa de bancada que propiciaram minhas viagens de campo. À Priscila e ao Breno do Laboratório de Microscopia da UFMG. Agradeço a Giovanna, sempre solicita inúmeros empréstimos da coleção da UFMG. Agradeço a todos os curadores e pesquisadores que tonaram possível o envio de materiais, Denise Rossa-Feres (UNESP), Caio Mira-Mendes (UESC), Edvaldo Neto (UESC), Etielle de Andrade (IFPI), Felipe Paixão (IFPI/UFMG). Em especial, ao Victor Dill, que além das inúmeras doações pela UESC, fez importantes sugestões desde a escolha da amostragem. Ao Pedro Dias, por todo material cedido, conversas e troca de informações nesse tempo. Ao Adal e Pedro Dias pelas sugestões no comitê de acompanhamento. Ao Richard Wassersug, pelas trocas de e-mail que tanto me empolgaram e inspiraram na discussão de uma observação.

Agradeço a todo auxílio que tive em minhas viagens de campo. Ao SISBIO pela disponibilização das licenças de coleta. Aos funcionários do Parque Natural Municipal Augusto Ruschi. Jonny e Zoca, que nos receberam e nos acompanharam nos campos em Santa Teresa. Ao Pedro Peloso, pelas informações ao Tiago, e aos caseiros, que tornaram possível a coleta do tão importante girino de *Dendropsophus ruschii*. Maurivan que me recebeu em Olivença. Ao Dill, por me receber em Ilhéus e na UESC, pelas conversas que tivéssemos nesses dias que me ensinaram muito, mesmo em pouco tempo e por tornar o campo pra Almadina possível, junto com Patrick e Vinicius.

Desde o começo, tive a parceria das minhas três colegas de turma que viraram minhas grandes amigas, Duda, Brenda e Gaby. Obrigada pela conversa diária nos últimos dois anos, por tornarem tudo mais leve e divertido desde as disciplinas. Brenda e Gaby, obrigada pela parceria em BH, no laboratório e nos fins de semanas. Minha vivencia não teria sido a mesma sem vocês, vocês são grandes inspirações que eu quero pra sempre na minha vida. Gaby, com quem eu dividi lar nos últimos seis meses e me apoiou nos momentos tão desafiadores que tive nesse tempo. Obrigada por tanto, Gaby, sua doçura me inspirou diariamente.

Agradeço imensamente as girimoras, Dhara, Raila e Dani, que me acolheram ao grupo e foram tão solícitas desde o início. Dani, obrigada pelo auxílio com a lupa -por videochamada em meio a pandemia-, pelas conversas e auxílio com a morfometria geométrica que está por vir, por me acolher tão bem e me

sentir fazer parte desde o início. Raila, minha madrinha girimora, você me acompanhou e tem parte em todas as etapas desse trabalho. Obrigada pelo auxílio das análises musculoesqueléticas, pela parceria em campo, por todas as discussões sobre os sistemas e pelo auxílio com as pranchas de condrocânio. Obrigada por ficar empolgada comigo a cada descoberta e avanço. Descobrimos não só o amor pela anatomia e pelos girinos em comum, mas tantas outras coisas. Obrigada demais minha grande amiga!

Agradeço a todos do laboratório de Herpetologia da UFMG, atuais colaboradores e aos que conheci através dele, vocês sempre tornaram qualquer dia em dias melhores e divertidos regados a café. Em especial ao Igor Brendo, Igã, Rafael Magalhães e Thiago de Carvalho. Igã, obrigada por todas as breves conversas sobre anatomia. Rafa, obrigada por todas as conversas e pelo cuidado com minhas restrições em campo, você me inspira muito! Thiago, obrigada por todas as conversas nesses últimos meses, ganhamos muito com você na UFMG. Aproveito pra agradecer a Maya, que me acolheu desde o primeiro dia de Belo Horizonte, sua lente artística e sensível de enxergar o mundo me inspira muito!

À Mireile, minha orientadora da graduação, por ser a minha primeira inspiração na ciência. Você tem parte na minha chegada até aqui.

Esses dois anos imersa nesse projeto foram possíveis graças a um imenso apoio emocional. Agradeço às minhas grandes amigas que caminham de mãos dadas nessa vida comigo, pelo suporte emocional. Amanda, minha irmã e alma gêmea, você é meu porto seguro nesse mundo. Você faz parte de cada pedacinho da minha construção. Lari, obrigada por todas as trocas corajosas e inspiradoras, também por entender minha ausência.

À minha filha felina, Anemoninha, minha grande e fiel companheira de todas as horas.

À minha família, que em meio a uma sociedade que ignora a ciência, me apoia e tanto se orgulha de mim. Vocês são meu alicerce desde sempre. Aos que já se foram precocemente, vivo cada um de vocês. Agradeço em especial, à minha cunhada Wal, que vibra cada pedacinho das minhas conquistas. Minhas tias matriarcas, Tia Gina e Tia Maria. Meus primos, Léo e Kim, por todos os papos filosóficos que me engrandecem tanto. Por último, minhas duas grandes raízes, meu irmão e minha mãe. Mi, obrigada por me apresentar o mundo crítico e nerd. Você foi o primeiro a me apresentar a ciência. Sou seu espelho. Mãe, nada disso seria possível sem seu apoio emocional e financeiro desde sempre. Obrigada por ser minha maior fã, companheira e melhor amiga. Você é minha maior inspiração!

Agradeço a ciência, em especial à descoberta da vacina que tornou a execução desse sonho possível. Por último, agradeço ao acaso, que me trouxe até aqui.

“Comecei a me mexer e a me contorcer dentro daquela bola de geleia, e logo me libertei. Saí de lá como alguma coisa dotada de um corpo escuro e bulboso como um chapéu de cogumelo, uma cauda bem fininha como um talo de grama recém-nascido, e uma espécie de asa (...). Olhei para mim mesmo, atônito ao ver como tinha mudado, admirado com a minha transformação.”

J. Michaels, 2005.

RESUMO

A diversidade dos girinos de Dendropsophini tem fornecido importantes informações taxonômicas e sistemáticas para a tribo. Algumas especulações acerca da evolução morfológica e ecológica têm sido feitas, mas pouco se conhece sobre a anatomia e padrões evolutivos das larvas deste grupo. Neste estudo, fizemos uma análise comparativa da morfologia externa e interna dessas larvas e comentamos sobre as implicações sistemáticas e evolutivas para a tribo. Para isso, analisamos a morfologia externa, cavidade bucal e anatomia musculoesquelética de 49 espécies, incluindo representantes de todos os grupos de espécies e muitos dos clados da tribo. Propusemos a homologia de 118 caracteres que representam a variação observada e otimizamos os caracteres na hipótese filogenética mais inclusiva da tribo. Encontramos diversas sinapomorfias putativas para a tribo, para os gêneros *Dendropsophus* e *Xenohyla* e para a maioria dos grupos de espécies, para os quais não se conhecia sinapomorfias fenotípicas livres de homoplasias. A variação morfológica entre os grupos de espécies sugere diferentes níveis de adaptação à macrofagia e carnivoría, demonstrando a relação da diversificação com padrões ecológicos. Dois morfótipos extremos e distintos de especialização à carnivoría, marcados por redução de projeções da cavidade oral, do hiobranquial e robustez dos músculos mandibulares, evoluíram na tribo, nos grupos *Dendropsophus marmoratus* e *D. microcephalus*. Ambos os grupos apresentam particularidades, como uma estrutura queratinizada no teto bucal no grupo *D. marmoratus* e um disco oral modificado em tubo protrátil no grupo *D. microcephalus*. As diferentes especializações nos dois grupos são convergentes com girinos macrófagos e carnívoros de outras linhagens de anuros. Os demais grupos de Dendropsophini parecem ter retido condições plesiomórficas da tribo, sugerindo uma dieta menos especializada. Nossos resultados chamam a atenção para a importância da utilização dos caracteres larvais na sistemática e para o entendimento da evolução da tribo, sugerindo que a alimentação é um aspecto chave na diversificação dos girinos de Dendropsophini.

Palavras chave: Girinos; Carnivoría; Sistemática; Cavidade bucal; Anatomia musculoesquelética.

ABSTRACT

The diversity of Dendropsophini tadpoles has provided important taxonomic and systematic information for the tribe. Some speculations about morphological and ecological evolution have been made, but the knowledge about the anatomy and evolutionary patterns of the larvae of this group is restrict. In this study, we performed a comparative analysis of the external and internal morphology of these larvae and commented on the systematic and evolutionary implications for the tribe. We analyzed the external morphology, oral cavity, and musculoskeletal anatomy of 49 species - including representatives of all species groups and many clades of the tribe - which were coded in 118 characters which were optimized into the most inclusive phylogenetic hypothesis of the tribe. We found several putative synapomorphies for the tribe, for the genera *Dendropsophus* and *Xenohyla*, and for most species groups, for which homoplasy-free phenotypic synapomorphies were unknown. The morphological variation among species groups suggests different levels of adaptation to macrophagy and carnivory, demonstrating the relationship of diversification to ecological patterns. Two extreme, distinct and specialized carnivory morphotypes, marked by reduced buccal cavity, reduced hyobranchial and robust mandibular muscles, evolved in the tribe, in *Dendropsophus marmoratus* and *D. microcephalus* species groups. Both groups with particularities, like a keratinized structure on the buccal roof in the *D. marmoratus* group, and an oral disc modified into a protractile tube in the *D. microcephalus* group. The specializations in the two groups show convergences with macrophagous and carnivore tadpoles of other distantly related anuran lineages. The other representatives of Dendropsophini seems to have retained plesiomorphic conditions of the tribe, suggesting a less specialized diet. Our results draws attention to the importance of using larval characters in systematics, for understanding the evolution of the tribe, suggesting the diet as a key point in the diversification of Dendropsophini tadpoles.

Key words: Tadpoles; Carnivory; Systematics; Buccal cavity; Musculoskeletal anatomy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Adultos e respectivas larvas de representantes da tribo Dendropsophini: <i>Xenohyla truncata</i> (A, B), <i>Dendropsophus ruschii</i> (C, D), <i>Dendropsophus decipiens</i> (E, F), <i>Dendropsophus microps</i> (G, H).....	17
Figura 2. Adultos e respectivas larvas de representantes da tribo Dendropsophini: <i>Dendropsophus seniculus</i> (I, J), <i>Dendropsophus minutus</i> (K, L), <i>Dendropsophus elegans</i> (M, N) e <i>Dendropsophus jimi</i> (O, P).....	18
Figura 3. Disco oral ventral em <i>Scinax feioi</i> (A); anteroventral em <i>Dendropsophus bipunctatus</i> (B); anterior em <i>D. soaresi</i> (C).....	24
Figura 4. Variação das estruturas no disco oral em Dendropsophini.....	25
Figura 5. Lábio protrátil externalizado (A); internalizado (B); músculo <i>mandibulolabialis</i> com inserção restrita a lateral do lábio anterior em <i>Dendropsophus branneri</i> (C); <i>ridge</i> da primeira fileira anterior (RA1); bico córneo anterior em <i>D. bipunctatus</i> (D).....	27
Figura 6. Variação encontrada em <i>ridges</i> e fileiras de dentículos em Dendropsophini.....	30
Figura 7. Variação do bico córneo anterior em Dendropsophini.....	34
Figura 8. Olhos dorsais em <i>Dendropsophus molitor</i> (A); olhos laterais em <i>Dendropsophus nekronastes</i> (B).....	35
Figura 9. Variação da posição da narina e da direção da abertura do espiráculo em Dendropsophini.....	36
Figura 10. Variação do formato do corpo e do focinho em Dendropsophini.....	37
Figura 11. Tubo ventral medial <i>Scinax feioi</i> (A); destro em <i>Dendropsophus columbianus</i> (B). Imagens sem escala.....	39
Figura 12. Abertura do tubo ventral acima da margem em <i>Dendropsophus microps</i> (A) e <i>D. jimi</i> (B); abertura do tubo ventral na margem ventral da nadadeira ventral em <i>Trachycephalus typhonius</i> (C).....	40
Figura 13. Variação das estruturas do teto da cavidade bucal em Dendropsophini.....	42
Figura 14. Botão queratinizado na arena pré-nasal em <i>Dendropsophus seniculus</i>	43
Figura 15. Narina interna com vacuidades em <i>Dendropsophus haddadi</i> (A, B) e em <i>D. seniculus</i> (C, D).....	45
Figura 16. Variação das estruturas do assoalho da cavidade bucal em Dendropsophini.....	50

Figura 17. Variação de papilas infralabiais em Dendropsophini.....	51
Figura 18. Variação das papilas laterais aos bolsos bucais em Dendropsophini.....	55
Figura 19. Capsula nasal curta em <i>Dendropsophus anceps</i> (A) e alongada em <i>D. branneri</i> (B) e <i>D. bipunctatus</i> (C).....	57
Figura 20. Variação do tubo do intestino em Dendropsophini.....	58
Figura 21. Configurações do músculo <i>rectus abdominis</i> em Dendropsophini.....	59
Figura 22. Variações dos músculos <i>m. subarcualis rectus I</i> , <i>subarcualis rectus II–IV</i> e <i>subarcualis obliquus</i> em Dendropsophini.....	60
Figura 23. Variação dos músculos hioideos em Dendropsophini.....	62
Figura 24. Variações dos músculos <i>hyoangularis</i> e <i>suspensorioangularis</i> em Dendropsophini.....	63
Figura 25. Músculo <i>mandibulolabialis</i> com inserção restrita a lateral do lábio anterior em <i>Dendropsophus anceps</i> , <i>D. nekronastes</i> , <i>D. branneri</i> e <i>D. ruschii</i> , respectivamente (A-D) e alcançando a porção medial do lábio anterior em <i>Scinax feioi</i> (E).....	65
Figura 26. Músculo <i>levator mandibulae lateralis</i> inserido tecido conectivo próximo ao processo posterodorsal da suprarostrál em <i>Trachycephalus typhonius</i> (A) e inserido no saco nasal em <i>Dendropsophus oliveirai</i> (B).....	66
Figura 27. Processo ótico ausente em <i>Phyllodytes luteolus</i> (A) e presente em <i>Dendropsophus padreluna</i> (B).....	66
Figura 28. Expansão da margem posterior da barra subocular em <i>Dendropsophus columbianus</i> (A) e <i>D. decipiens</i> (B).....	68
Figura 29. Variações do condrocânio em Dendropsophini.....	68
Figura 30. Processo muscular em formato elíptico em <i>Dendropsophus minutus</i> (A) e quadrangular em <i>D. bipunctatus</i> (B).....	70
Figura 31. Processo triangular na margem anterior do processo muscular em <i>Sphaenorhynchus prasinus</i> (A) e <i>Dendropsophus oliveirai</i> (B).....	71
Figura 32. Variação no processo articular e nos cornos trabeculares em Dendropsophini.....	72
Figura 33. Variação da suprarostrál em Dendropsophini.....	74
Figura 34. Variação do hiobranquial em Dendropsophini.....	75
Figura 35. Otimização dos 118 caracteres discretos na árvore de Dendropsophini obtida através de evidencia total em Orrico et al. (2021).....	77

APÊNDICES

APÊNDICE 1	126
Figura 1. Diversidade da morfologia externa de Dendropsophini.....	126
Figura 2. Diversidade do disco oral de 21 espécies de Dendropsophini.....	127
Figura 3. Diversidade do teto bucal de 20 espécies de Dendropsophini.....	128
Figura 4. Diversidade do assoalho bucal de 20 espécies de Dendropsophini.....	129
Figura 5. Condrocrânio em vista dorsal e lateral (A, B), esqueleto hiobranquial, cartilagens suprarostrais e infrarostrais com representações das terminologias em <i>Xenohyla truncata</i>	130
Figura 6. Diversidade do condrocrânio em vista dorsal das 23 espécies de <i>Dendropsophus</i> analisadas no presente trabalho.....	131
Figura 7. Diversidade do esqueleto hiobranquial das 23 espécies de <i>Dendropsophus</i> analisadas no presente trabalho.....	132
Figura 8. Diversidade da cartilagem suprarostrais das 23 espécies de <i>Dendropsophus</i> analisadas no presente trabalho.....	133
Figura 9. Diversidade da cartilagem infrarostrais das 23 espécies de <i>Dendropsophus</i> analisadas no presente trabalho.....	133
APÊNDICE 2	134
Tabela 1- Composição da tribo Dendropsophini incluindo as espécies analisadas em seus respectivos grupos de espécies (Orrico et al. 2021).....	134
Tabela 2. Representantes do grupo externo analisados, incluindo espécies utilizadas por Orrico et al. (2021) e demais substituições.....	136
APÊNDICE 3	138
Tabela 1. Matriz de caracteres discretos de morfologia externa, cavidade oral e sistemas musculoesqueléticos usados na otimização.....	138

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	16
MATERIAIS E MÉTODOS	20
Nomenclatura e classificação	20
Amostragem	21
Morfologia externa	21
Cavidade bucal	21
Anatomia musculoesquelética	22
Proposta de homologia, matriz de caracteres e otimização	22
Proposição de homologia de caracteres larvais discretos usados na otimização.....	23
Morfologia externa.....	23
Anatomia interna.....	41
Cavidade bucal.....	41
Teto bucal.....	41
Assoalho bucal.....	49
Vísceras.....	56
Musculatura.....	58
Condrocrânio.....	66
RESULTADOS	77
Evolução dos caracteres larvais em Dendropsophini e grupos relacionados	78
Dendropsophini.....	78
<i>Xenohyla</i> Izecksohn, 1998.....	79
<i>Dendropsophus</i> Fitzinger, 1843.....	80
Grupo <i>Dendropsophus ruschii</i>	80

Grupo <i>Dendropsophus decipiens</i>	80
Grupo <i>Dendropsophus parviceps</i>	81
Grupo <i>Dendropsophus columbianus</i>	82
Grupo <i>Dendropsophus molitor</i>	82
Grupo <i>Dendropsophus marmoratus</i>	83
Grupo <i>Dendropsophus minutus</i>	83
Grupo <i>Dendropsophus leucophyllatus</i>	84
Grupo <i>Dendropsophus microcephalus</i>	85
Grupo externo.....	85
DISCUSSÃO	88
Importância dos caracteres larvais na sistemática de Dendropsophini	88
Evolução da morfologia larval em Dendropsophini	95
Morfologia Externa Geral.....	95
Disco oral.....	96
Morfologia Interna.....	100
Cavidade bucal.....	100
Sistema musculoesquelético.....	104
Diferentes caminhos evolutivos para a carnivoría	106
Perspectivas de estudos sobre a diversidade larval em Dendropsophini	111
REFERÊNCIAS	112
APÊNDICES	126

INTRODUÇÃO

Os anfíbios são os únicos vertebrados terrestres a apresentarem ciclo de vida complexo (*sensu* Wilbur 1980). Isto é, em determinado momento de vida, o animal sofre uma metamorfose, passando por profundas mudanças morfológicas, fisiológicas e comportamentais, geralmente acompanhadas por uma mudança de habitat (Moran 1994; Sherratt et al. 2018). Nos anuros, a fase pré-metamórfica larval, denominada girino, é profundamente distinta de sua forma pós-metamórfica adulta. Enquanto os anuros adultos são geralmente carnívoros terrestres, os girinos são consumidores diversos e abundantes dos ecossistemas aquáticos dulcícolas (Altig et al. 2007; Montana et al. 2019). Associado a isso, os girinos apresentam uma série de adaptações morfológicas relacionadas principalmente à locomoção e a variados tipos de alimentação, que resultam em uma grande diversidade larval (Altig & Johnston 1989; Inger 1985; Haas 2003; Vera-Candioti 2007). Os diferentes estágios de vida - fase larval e adulta - estão sujeitos à distintas pressões seletivas durante sua sobrevivência, gerando conseqüentemente, histórias evolutivas independentes (*e.g.*, Roelants et al. 2011; Sherratt et al. 2017). Esse desacoplamento entre os dois estágios demonstra que o entendimento da história evolutiva dos anuros requer, não apenas a compreensão de aspectos dos adultos, mas também de características larvais (Sherratt et al. 2017). Nesse sentido, a inclusão de caracteres morfológicos larvais em análises evolutivas tem trazido percepções importantes sobre processos de diversificação de linhagens (*e.g.* Roelants et al. 2011; Valero et al. 2017).

Um exemplo de um táxon com diversidade larval aparentemente informativa, é a tribo Dendropsophini (*sensu* Orrico et al. 2021). Essa tribo, amplamente distribuída no neotrópico, é a segunda tribo mais diversa da família Hylidae, reunindo 111 espécies nos gêneros *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (109 spp.) e *Xenohyla* Izecksohn, 1998 (2 spp.; Orrico et al. 2021; Frost 2023). As caracterizações dos girinos de Dendropsophini têm reportado uma grande variação entre espécies (*e.g.*, Weygoldt & Peixoto, 1987; Kaplan 1991; Izecksohn 1996; Kaplan & Ruiz 1997; Fouquet et al. 2015; Fig. 1 e 2). Essa diversidade morfológica tem fornecido caracteres larvais diagnósticos para descrições de espécies (*e.g.*, Weygoldt & Peixoto 1987; Rivera-Correa & Gutiérrez-Cárdenas 2012; Fouquet et al. 2015) e grupos de espécies (Duellman 1970; Faivovich et al. 2005; Orrico et al. 2021), sendo utilizada diretamente em inferências filogenéticas (*e.g.*, Duellman & Trueb 1983; Faivovich et al. 2005; Orrico et al. 2021).

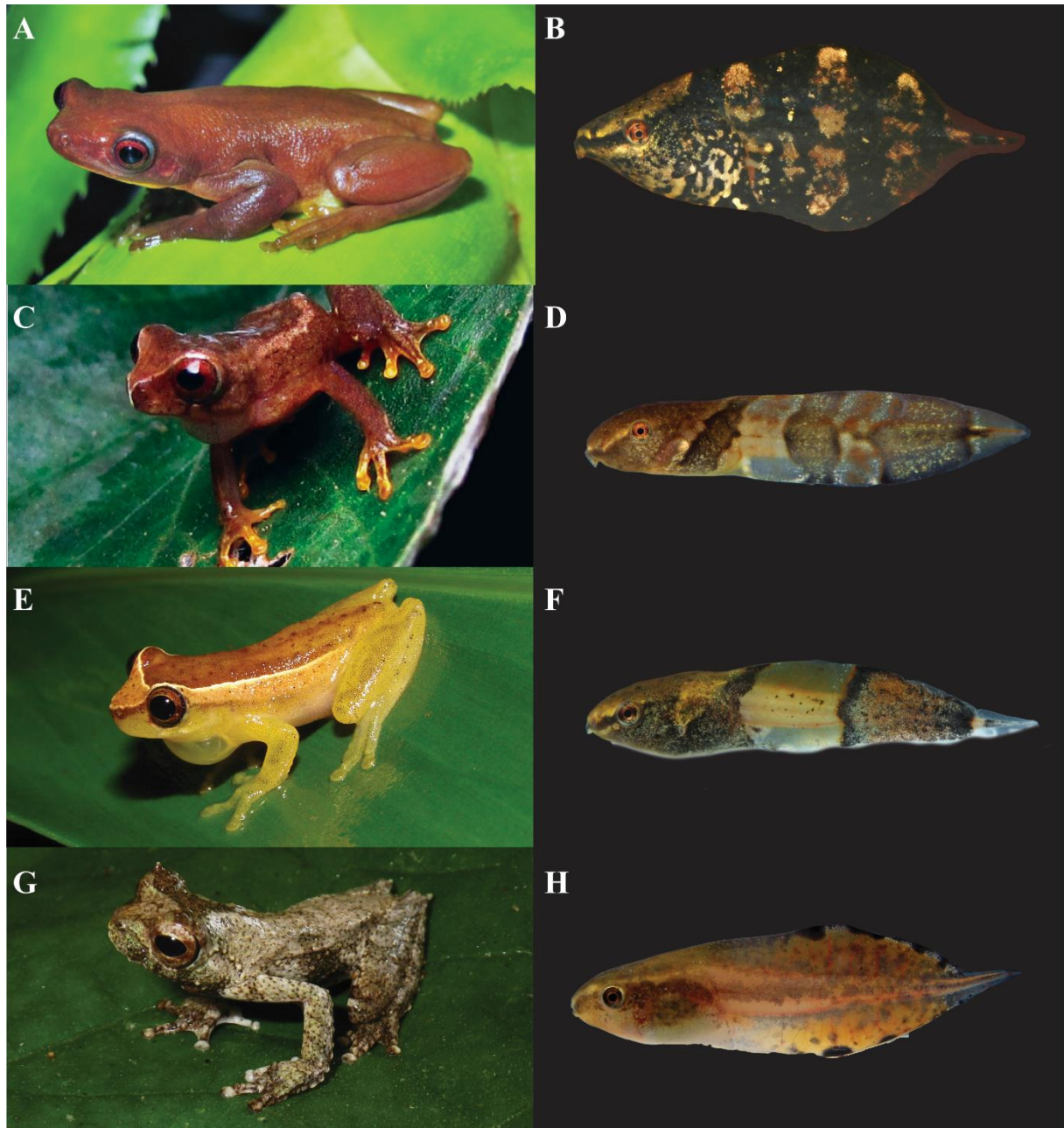


Figura 1. Adultos e respectivas larvas de representantes da tribo Dendropsophini: *Xenohyla truncata* (A, B), *Dendropsophus ruschii* (C, D), *Dendropsophus decipiens* (E, F), *Dendropsophus microps* (G, H). Fotos: João Gasparini (A), Célio Haddad (B), Tiago Pezzuti (B, D-H), Felipe Leite (I), Patrícia da Silva Santos (C), Victor Orrico (G).

O sistema de caracteres larval mais estudado em Dendropsophini é a morfologia externa, sendo que apenas 46% dos girinos da tribo já tiveram sua morfologia descrita. Ainda mais restrito é o conhecimento sobre sistemas de anatomia interna (*e.g.*, cavidade bucal e sistema musculoesquelético, conhecidos para 10% e 4% das espécies, respectivamente). Apesar disso, as informações disponíveis sugerem sinapomorfias putativas para grupos de espécies, relacionadas a caracteres dos sistemas musculoesquelético e cavidade bucal (Kaplan & Ruiz

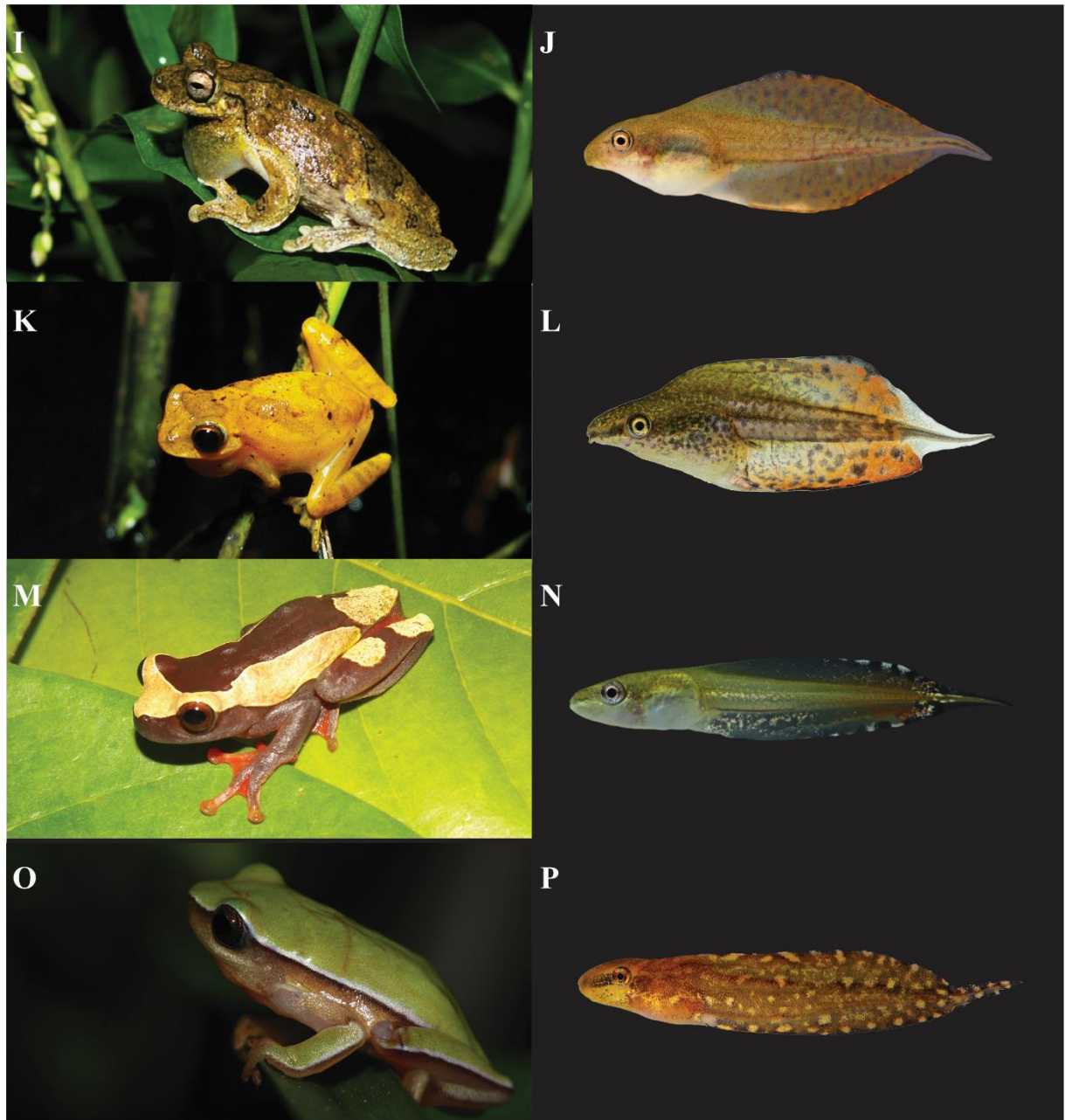


Figura 2. Adultos e respectivas larvas de representantes da tribo Dendropsophini: *Dendropsophus seniculus* (I, J), *Dendropsophus minutus* (K, L), *Dendropsophus elegans* (M, N) e *Dendropsophus jimi* (O, P). Fotos: Tiago Pezzuti (J, L-N, P), Iasodhara Rodrigues (O).

1997; Dias et al. 2019, 2022). A variação morfológica encontrada nos girinos de Dendropsophini tem sido relacionada a diferentes ocupações de habitat e hábitos alimentares (e.g., Vera-Candioti et al. 2004; Orrico et al. 2021). Dessa forma, além de se mostrarem informativos para a taxonomia e sistemática, os girinos são importantes fontes para o conhecimento ecológico e evolutivo (e.g., Wassersug 1980; Vera-Candioti 2007; Ballen 2018).

A composição e as relações filogenéticas da tribo vêm mudando nas últimas duas décadas, com a descrição de várias espécies (e.g., Ferreira et al. 2015; Caminer et al. 2017; Dias et al. 2017; Oliveira et al. 2021) e inferências filogenéticas (e.g., Faivovich et al. 2005; Orrico

et al. 2021). Faivovich et al. (2005) recuperaram a composição da tribo Dendropsophini incluindo os gêneros *Dendropsophus*, *Lysapsus*, *Pseudis*, *Scarthyla*, *Scinax*, *Sphaenorhynchus* e *Xenohyla* (referido adiante como Dendropsophini *sensu lato*). Duellman et al. (2016) recuperaram Dendropsophini como sendo composto por *Xenohyla* e *Dendropsophus* (referido adiante como Dendropsophini *sensu stricto*) e como clado irmão de Pseudini (*i.e.*, *Lysapsus*, *Pseudis* e *Scarthyla*). Nessa hipótese, o clado de Dendropsophini e Pseudini estariam mais próximos de Lophyohylini do que de Scinaxini (*Scinax* e *Sphaenorhynchus*; Duellman et al. 2016). Em uma análise menos inclusiva, com apenas um representante de cada tribo, Jetz & Pyron (2018) recuperaram Dendropsophini próximo a Cophomantini e Lophyohylini. Em análises mais recentes, Dendropsophini *sensu stricto* foi recuperada como tribo irmã à Sphaenorhynchini, ambas formando o clado irmão de Pseudini (Araujo-Vieira 2019, 2020). Em Dubois et al. (2021), o clado Dendropsophina foi recuperado como irmão de Pseudina (ambos formando o clado Dendropsophini *sensu* Dubois et al. 2021), sendo este clado irmão de Scinaxini (*Scinax* e *Sphaenorhynchus*) e então de Lophyohylini.

Apesar das hipóteses alternativas quanto aos relacionamentos entre as tribos de Hyllinae, o monofiletismo de *Xerophylla* + *Dendropsophus* tem se mantido (Duellman et al. 2016; Faivovich et al. 2018; Araujo-Vieira 2019, 2020; Orrico et al. 2021). Morfologicamente, os adultos dos dois gêneros são bastante distintos, enquanto as larvas são similares, à primeira vista (Fig. 1 e 2; Dias et al. 2022). Até o momento esse clado é suportado por algumas sinapomorfias de adultos (*e.g.*, caracteres de ornamentações na pele, musculares e osteológicas; Araujo-Vieira et al. 2019; Orrico et al. 2021) e uma sinapomorfia larval (*i.e.*, narinas posicionadas anteriormente; Orrico et al. 2021).

Na mais recente e inclusiva proposta filogenética da tribo, a qual abrangeu 86% das espécies descritas, foram reconhecidos nove grupos de espécies em *Dendropsophus*: *D. ruschii* (2 spp.), *D. decipiens* (5 spp.), *D. parviceps* (20 spp.), *D. molitor* (4 spp.), *D. columbianus* (5 spp.), *D. marmoratus* (8 spp.), *D. minutus* (7 spp.), *D. leucophyllatus* (18 spp.) e *D. microcephalus* (37 spp.), além de alguns táxons que não foram assinalados aos grupos supracitados (Orrico et al. 2021). Nesse arranjo, foram propostas diversas sinapomorfias fenotípicas como suporte da tribo, gêneros e os grupos de espécies. No entanto essas características apresentaram diversas instâncias de homoplasias e nenhuma sinapomorfia morfológica não homoplástica foi recuperada para nenhum dos cladros (Orrico et al. 2021). Esses resultados demonstram que a similaridade morfológica entre as formas adultas da tribo é resultante, em parte, de convergências fenotípicas (Orrico et al. 2021).

No sistema de classificações de guildas ecomorfológicas, os girinos da tribo Dendropsophini são descritos como sendo macrófagos/carnívoros, principalmente pela redução ou ausência de fileiras de dentículos e papilas marginais no disco oral (Altig & Johnston 1989; Altig & McDiarmid 1999). Além disso, algumas observações alimentares já foram realizadas, como o registro de porções grandes de material vegetal e animal no intestino de *Dendropsophus microcephalus* e *D. nanus* (Wassersug & Rosenberg 1979; Vera-Candioti 2007). Também já foram feitas observações de estratégias comportamentais alimentares, como predação ativa de invertebrados e girinos (Peixoto & Gomes 1999; Ruas et al. 2019; Orrico et al. 2021 em obs. pess.).

Entretanto, aparentemente há uma diversidade alimentar ainda subestimada na tribo. Evidências secundárias como a variação da forma do corpo, de globular a triangular (*e.g.*, grupos *D. decipiens* e *D. minutus*; Bokermann 1963), sugerem hábitos distintos entre esses girinos (Orrico et al. 2021). O sistema esquelético, já descrito para alguns grupos como generalizado (*i.e.*, grupo *D. decipiens*; Dias et al. 2019) ou reduzido (*i.e.*, grupo *D. microcephalus*; Vera-Candioti 2007) e as estruturas da cavidade bucal, descritas como levemente reduzidas (*i.e.*, grupo *D. decipiens*; Dias et al. 2019) ou completamente reduzidas (*i.e.*, grupo *D. microcephalus*; Vera-Candioti 2007), também devem estar relacionados a estratégias alimentares distintas. A partir do conhecimento disponível, já foi interpretado que a condição ancestral da tribo compreendia uma larva predadora de coluna d'água (Orrico et al. 2021). Entretanto, os detalhes da reconstrução dos caracteres larvais no ancestral de Dendropsophini e em grupos internos ainda permanecem pouco conhecidos.

Dessa forma, o objetivo geral do presente estudo foi conhecer a diversidade morfológica e aspectos evolutivos de girinos da tribo Dendropsophini. Como objetivos específicos pretendemos 1) analisar como ocorre a variação dos sistemas de morfologia externa, cavidade oral e anatomia musculoesquelética entre os diferentes grupos de espécies de Dendropsophini, 2) analisar a evolução de caracteres relacionados aos hábitos alimentares na tribo, 3) identificar sinapomorfias putativas e caracteres importantes para a sistemática dos grupos de espécies e clados.

MATERIAL E MÉTODOS

Nomenclatura e classificação

Adotamos a nomenclatura e classificação de Orrico et al. (2021) para a tribo Dendropsophini; Araújo-Vieira et al. (2019, 2020) para Sphaenorhynchini e Frost (2023) para os demais grupos.

Amostragem

Analizamos girinos de 49 espécies no total. Do grupo interno, *i.e.*, tribo Dendropsophini, foram analisadas 24 espécies, compreendendo todos os nove grupos de espécies do gênero *Dendropsophus* e uma espécie, *i.e.*, *Xenohyla truncata*, do gênero *Xenohyla*. Adicionalmente, utilizamos informação da literatura para incluir mais 7 espécies de *Dendropsophus*. Para o grupo externo, analisamos 10 espécies, compreendendo as tribos Hylini, Lophyohylini, Scinaxini, Pseudini e Sphaenorhynchini, e incluímos dados provenientes de literatura para mais 8 espécies. Os girinos analisados estavam previamente tombados na Coleção de Girinos do Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais. As identificações foram conferidas por meio de comparações da morfologia dos indivíduos dos lotes com as descrições originais dos girinos. Espécies adicionais foram obtidas através de expedições de campo: girinos de *D. jimi* foram coletados em São João Del Rei, Minas Gerais, em dezembro de 2019; girinos de *D. ruschii* foram coletados em Santa Teresa e Pedra Azul, Espírito Santo, em dezembro de 2021; girinos de diversas espécies foram coletados em Almadina, Bahia, em fevereiro de 2022. No caso dos girinos de *D. jimi*, que não são descritos pela ciência, confirmamos a identificação das larvas por meio de comparação de sequências de DNA mitocondrial. Uma lista completa de espécies, respectivos lotes, com detalhes sobre número de indivíduos e estágios analisados para análises de morfologia externa e literatura de espécies e larvas, encontra-se no Apêndice 2 na Tabela 1 e 2. Usamos no mínimo 2 espécimes para análises de morfologia externa, 2 para análise musculoesquelética e 1 para cavidade bucal. Para todas as análises utilizamos estágios entre 25-41 (Gosner 1960).

Morfologia externa

A terminologia e caracterização da morfologia externa seguiram Altig & McDiarmid (1999) e Pezzuti et al. (2021). Pranchas comparativas da morfologia externa e disco oral de Dendropsophini estão disponíveis nas figuras 1 e 2, apêndice 1.

Cavidade bucal

A terminologia da morfologia da cavidade bucal seguiu Wassersug (1976). Colorimos um espécime dissecado de cada espécie com azul de metileno e o analisamos com um estereomicroscópio Leica M205. Posteriormente, o indivíduo foi preparado para microscopia eletrônica de varredura (MEV), observado e analisado com equipamento Quanta 200 no Centro de Microscopia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG). Com exceção das espécies *D. nanus*, já ilustrada em Vera-Candioti (2007) e *D. rubicundulus*, por indivíduos suficientes.

Pranchas comparativas do teto e assoalho bucal de Dendropsophini estão disponíveis nas figuras 2 e 3, apêndice 1.

Anatomia musculoesquelética

A maior parte da terminologia musculoesquelética seguiu Haas (1995) e Haas (2001), com nomes em português para condrocânio, quando disponíveis, e em latim para os músculos. Também seguimos Carr & Altig (1991) para o m. *mandibulolabialis*, Carr & Altig (1992) para o m. *rectus abdominis*. Tratamos dois espécimes por espécie com um protocolo de coloração (Wassersug 1976b), mas interrompemos o procedimento antes da limpeza, para analisar os músculos. Então, seguimos a digestão do tecido usando tripsina em vez de KOH. O esqueleto e os músculos foram fotografados com estereomicroscópio Leica M205. Um esquema sobre a morfologia do esqueleto de Dendropsophini está disponível na figura 4, apêndice 1. Pranchas comparativas de condrocânio, esqueleto hiobranquial, cartilagem suprarostril e cartilagem infrarostril de Dendropsophini estão disponíveis nas figuras 5-8, apêndice 1.

Proposta de homologia, matriz de caracteres e otimização

Algumas propostas de homologia de caracteres foram baseadas no conhecimento preexistente de caracteres larvais (*e.g.*, Haas 2003). Foram propostos caracteres neomórficos, *i.e.*, aparecimento e perda, e caracteres transformacionais que representam a transformação desse caráter (Serenó 2007). Os caracteres inaplicáveis tiveram seus estados codificados com hifens (–) na matriz (Serenó 2007). Para falta de dados e dados questionáveis codificamos pontos de interrogação (?). Isso tem apenas uma intenção didática, pois hifens e pontos de interrogação foram tratados como inaplicáveis pelos programas. A partir desses caracteres, procuramos variação existente em escalas mais refinadas. Propusemos pela primeira vez a homologia de diversos caracteres previamente apresentados nas descrições taxonômicas de Dendropsophini. A matriz de caracteres discretos foi realizada (car 1 – 118) utilizando o Mesquite, versão 3.70 (Maddison & Maddison 2021). A maioria dos caracteres discretos foi codificada em estados binários e 21 foram codificados em multiestados. Todos, exceto oito caracteres, foram tratados como não ordenados (Apêndice 3).

Utilizamos uma árvore mais parcimoniosa de total evidência obtida em Orrico et al. (2021) para prosseguir com as otimizações de estado de caráter. Como a amostragem do presente estudo é focada nos grupos de espécies, sendo limitada em termos de número de espécies (*i.e.*, 51% da diversidade de Dendropsophini incluída em Orrico et al. 2021), podemos a árvore, mantendo apenas os táxons para os quais havia informações primárias ou secundárias

de girinos. Alguns táxons representando grupos externos da hipótese filogenética de Orrico et al. (2021) não estavam disponíveis para este estudo e foram substituídos por espécies proximamente relacionadas, como segue: *Trachycephalus typhonius* em vez de *Itapotihyla langsdorffii*; *Scinax feioi*, *S. albicans*, *S. skuki*, em vez de *S. littoralis*; *S. aff. pinima*, *S. uruguayus*, *S. boulengeri*, *S. nasicus*, em vez de *S. perereca* e *S. fuscovarius*; *Pseudis fusca* em vez de *Lysapsus laevis*; *Sphaenorhynchus prasinus* em vez de *S. lacteus* e *S. dorisae*. A otimização sob parcimônia (Fitch 1971) dos caracteres foi realizada no Mesquite e no WinClada 1.00.08 (Nixon, 1999–2002).

Proposição de homologia de caracteres larvais discretos usados na otimização

Morfologia externa

1- Posição do disco oral

- (0) ventral
- (1) anteroventral
- (2) anterior

Seguimos o caráter 170 de Dias et al. (2018). Variações utilizadas por Faivovich (2002; caráter 74), Araújo-Vieira et al. (2019; caráter 134), Orrico et al. (2021; caráter 168). Quando o disco oral era direcionado ventralmente, sem ângulo, foi codificado o estado 0 (Fig. 3); quando posicionado anteroventralmente, em ângulo de 45°, foi codificado o estado 1; quando posicionado anteriormente, em ângulo de 90°, foi codificado o estado 2. Em *Dendropsophini*, o disco oral anterior é o mais comum, sendo sinapomorfia do grupo *Dendropsophus decipiens* e clado irmão. O disco oral anteroventral evoluiu de maneira independente em *D. ruschii* e no grupo *Dendropsophus microcephalus*. Na literatura, a posição do disco oral no grupo *D. microcephalus* já foi descrita de diferentes formas (*i.e.*, ventral, terminal, subterminal; Bokermann 1963; Duellman & Fouquet 1968; De Abreu et al. 2015). De Abreu et al. (2015) reportam essa incongruência, diante da percepção de que o posicionamento é o mesmo, baseado em todas as figuras disponíveis na literatura. Assim, aqui padronizamos o disco oral do grupo *D. microcephalus* como anteroventral.

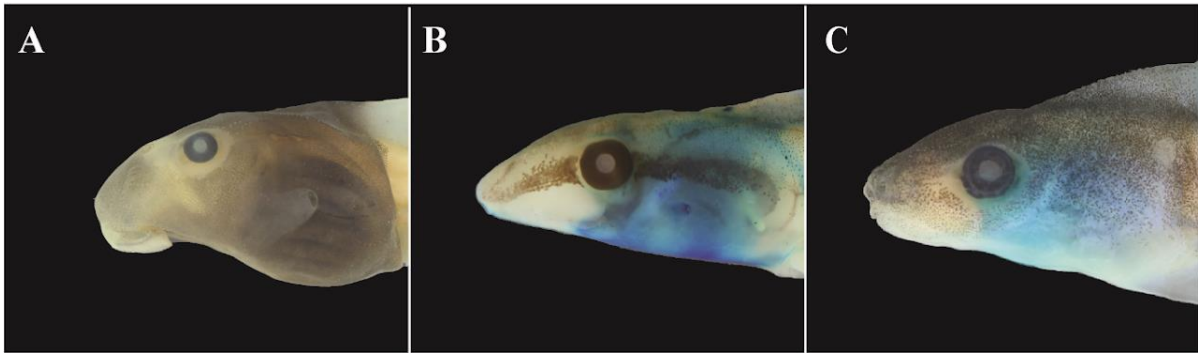


Figura 3. Disco oral ventral em *Scinax feioi* (A); anteroventral em *Dendropsophus bipunctatus* (B); anterior em *D. soaresi* (C). Imagens sem escala.

2- Lábio anterior

- (0) incompleto
- (1) completo

Definimos o lábio anterior como sendo uma estrutura dérmica destacada do corpo, isto é, há uma depressão definida entre o focinho e o disco oral (Altig & McDiarmid 1999). O lábio anterior é presente na maioria dos grupos de anuros, como nas espécies do grupo externo aqui analisadas (*e.g.*, *Scinax gr. ruber*, *Trachycephalus typhonius*). Em Dendropsophini, não há distinção entre a porção anterior do disco oral e o focinho (car 2:0; Fig. 4), ou seja, há uma continuação da parte interna do disco oral com o focinho. É importante salientar que há uma diferença entre o gap dorsal de papilas marginais (car 10) e lábio anterior incompleto. Por exemplo, apesar de *T. typhonius* possuir lábio anterior completo, a espécie possui gap dorsal de papilas. Em Dendropsophini, podemos encontrar gap de papilas em outras regiões, como na região posterolateral do disco oral (*e.g.*, *Dendropsophus nekronastes*; car 11). Nas espécies em que o estado 0 é codificado, não há existência de gap de papilas, já que se pressupõe que a presença de um gap requer a existência do lábio. Logo, o caráter 10 (*i.e.*, gap dorsal de papilas) se torna inaplicável para todas as espécies com estado 0 no presente caráter. Dessa forma, Dendropsophini não possui gap dorsal de papilas, como reportado na literatura (*e.g.*, Pezzuti et al. 2021). Corroborando essa hipótese, o músculo *mandibulolabialis* é inserido somente na parte lateral do lábio anterior na tribo (car 94). Dias et al. (2018: caráter 171) propõe a ocorrência do lábio anterior e posterior como elementos separados pela primeira vez, antes tratados como um único sistema (*e.g.*, Haas 2003). Aqui, o lábio anterior incompleto é recuperado como sinapomorfia da tribo Dendropsophini.

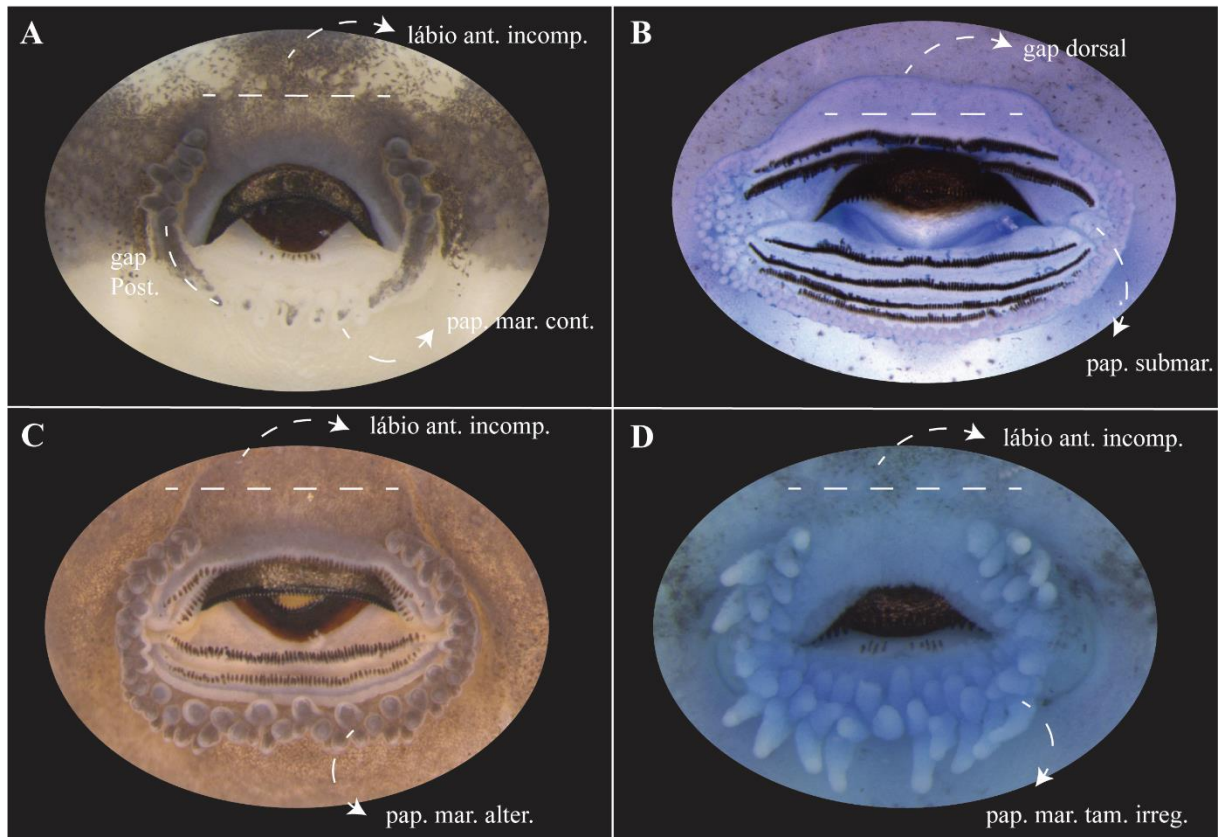


Figura 4. Variação das estruturas no disco oral em Dendropsophini. Lábio anterior incompleto, presença de papilas marginais em fileira contínua e gap posterolateral em *Dendropsophus nekronastes* (A); lábio anterior completo, presença de gap dorsal nas papilas marginais em *Phyllodytes luteolus* (B); lábio anterior incompleto e presença de papilas marginais alternadas em *D. anceps* (C); lábio anterior incompleto e presença de papilas marginais de tamanhos irregulares em *D. ruschii* (D). Imagens sem escala.

3- Lábio protrátil

- (0) ausente
- (1) presente

Lábios são estruturas do disco oral que suportam pregas dérmicas, dentículos e papilas marginais (Altig & McDiarmid 1999). O disco oral modificado do grupo *Dendropsophus microcephalus* vem sendo reportado na literatura de diversas formas, mas sempre com ausência de pregas dérmicas, dentículos ou papilas marginais (Fig. 5). A primeira observação é feita por Bokermann (1963) que reporta a estrutura como ventosa em forma de U em *D. nanus*. Já a primeira observação da alimentação na espécie é reportada por Lavilla (1990), que identifica a estrutura como tubo suatorial em formato de U quando está recolhido, demonstrando assim que há uma projeção desta estrutura. Ao passar do tempo, registros em outras espécies do grupo continuaram a serem feitos, muitas vezes sem nem mesmo citar a presença da estrutura, como para o girino de *D. microcephalus*, em que o disco oral é descrito como boca ventral muito

pequena (Cruz & Dias 1991) ou para *D. studerae* como boca muito pequena (Carvalho & Silva 2003). A última descrição de um girino do grupo (*D. branneri*; De Abreu et al. 2015) corrobora com as observações feitas por Lavilla (1990), indicando a retração e dobra do disco oral, que resulta em um formato da estrutura em U. Porém, enquanto em várias espécies do grupo é possível observar a estrutura em formato de U mesmo quando retraído, outras espécies, como *D. rubicundulus* (Fig. 33 em Pezzuti et al. 2021) e *D. jimi* (Marcondes et al. em prep.) possivelmente fazem a total internalização da estrutura, sendo identificáveis apenas as mandíbulas superior e posterior. Estudos histológicos (Kaplan 2017) indicam que outra estrutura se encontra internalizada, um *ridge* superior. Com base nos cortes histológicos (Kaplan 1997) e da inserção do músculo *mandibulolabialis* na estrutura, interpretamos então, que a estrutura em formato de U é homóloga aos lábios que estão presentes nos demais grupos. Como discutido, apesar de ainda serem breves os relatos sobre a projeção e retração do disco oral e não haver estudos biomecânicos com as espécies do grupo, há indícios da existência da movimentação protrátil do disco oral nas espécies do grupo *D. microcephalus*, sendo uma sinapomorfia aqui recuperada. Por outro lado, não há nenhum indício, nem mesmo anatômico, que isso ocorra em outras espécies relacionadas. O estado 0 é homólogo ao lábio posterior não modificado.

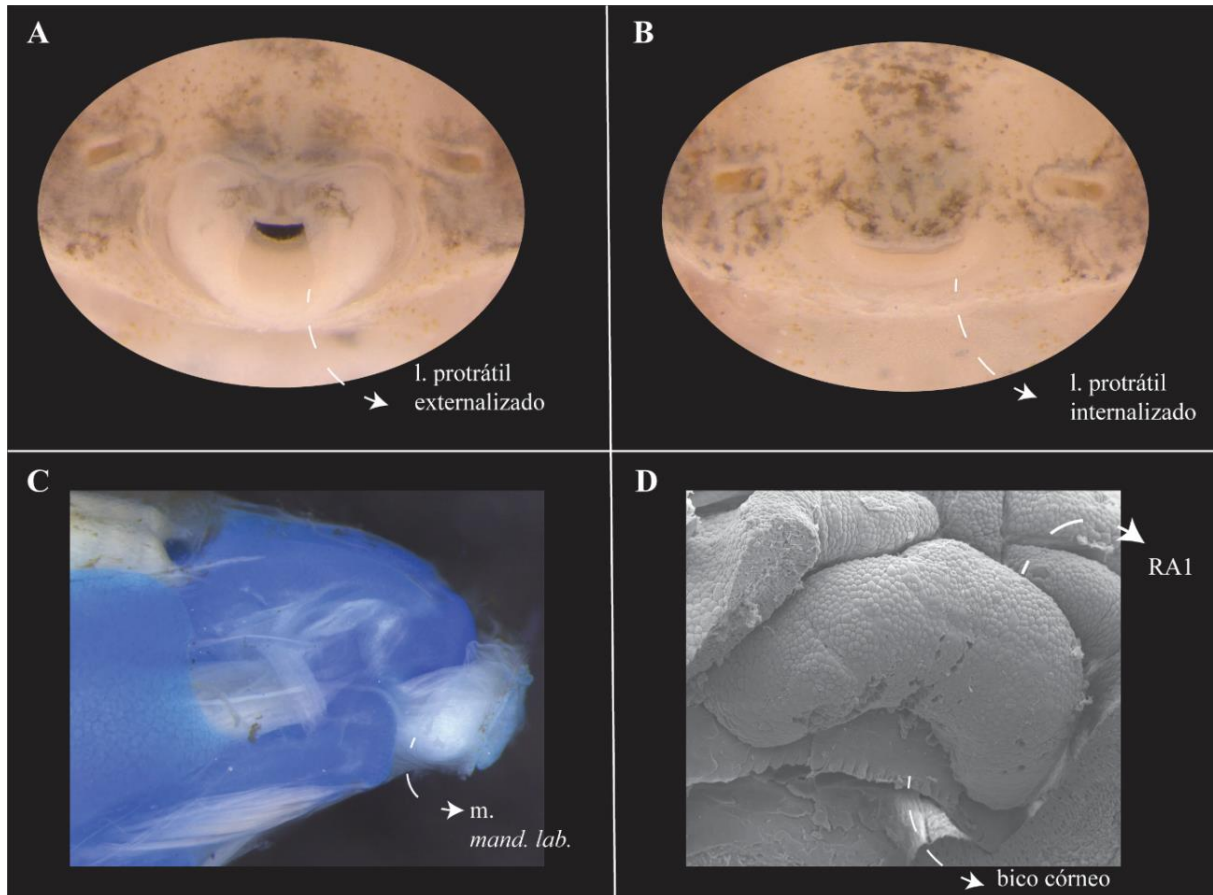


Figura 5. Lábio protrátil externalizado (A); internalizado (B); músculo *mandibulolabialis* com inserção restrita a lateral do lábio anterior em *Dendropsophus branneri* (C); *ridge* da primeira fileira anterior (RA1); bico córneo anterior em *D. bipunctatus* (D). Imagens sem escala.

4- Papila marginal no disco oral

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 169 de Orrico et al. (2021). Papilas marginais são estruturas dérmicas que emergem no disco oral e podem se diferenciar em tamanho, forma e quantidade. Essas diferentes características estão relacionadas a tipos de habitat e alimentação. Como proposto por Altig & Johnston (1989), a ausência de papilas é mais comum em girinos carnívoros, oofagos e macrófagos (*e.g.*, Haas 2014; Dias et al. 2020; Vera-Candioti et al. 2021). A ausência de papilas marginais foi recuperada como sinapomorfia do grupo *Dendropsophus microcephalus*.

5- Tamanho das papilas marginais

- (0) uniforme
- (1) irregular

Seguimos o caráter 136 de Araújo-Vieira et al. (2019). Assim como a atual sinapomorfia de *Sphaenorhynchus* (Araújo-Vieira, 2015; 2019), também encontramos papilas marginais com tamanhos irregulares em *Dendropsophus ruschii* (Fig. 4). As demais espécies possuem papilas marginais, quando presentes, de tamanho uniforme.

6- Organização das papilas marginais posteriores no lábio posterior do disco oral

(0) contínuas

(1) alternadas

Adaptado dos caracteres 182 e 183 de Dias et al. (2018). As papilas podem estar organizadas em uma fileira contínua ou alternada (Fig. 4). Orrico et al. (2021) sugere a presença de duas fileiras de papilas marginais para o grupo *Dendropsophus marmoratus*, que aqui observamos se tratar de papilas organizadas de forma alternada. Em Dendropsophini, papilas marginais contínuas no lábio posterior evoluem independentemente no grupo *D. decipiens*, na espécie *D. giesleri*, *D. molitor* e no grupo *D. leucophyllatus* (exceto *D. anceps* e *D. nekronastes*).

7- Organização das papilas marginais laterais do disco oral

(0) contínuas

(1) alternadas

Veja caráter 6.

8- Configuração das papilas marginais posteriores no lábio posterior do disco oral

(0) uma fileira

(1) duas fileiras

(2) múltiplas

Seguimos o caráter 171 de Orrico et al. (2021). Caráter ordenado. A presença de uma fileira de papilas é sinapomorfia das tribos Scinaxini + Pseudini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini. Em Dendropsophini, há presença de papilas múltiplas em *Dendropsophus ruschii*. A presença de duas fileiras aparece independentemente em *D. microps*, *D. padreluna*, *D. columbianus*, *D. stingi* e *D. anceps*.

9- Configuração das papilas marginais laterais do disco oral

(0) uma fileira

(1) duas fileiras

(2) múltiplas

Seguimos o caráter 171 de Orrico et al. (2021). Caráter ordenado. Em Dendropsophini, apenas *Dendropsophus stingi* possui duas fileiras nas papilas marginais laterais.

10- Papilas submarginais

(0) ausente

(1) presente

Em Dendropsophini não há papilas submarginais, mas o estado de caráter no ancestral da tribo é ambíguo, já que também é ambíguo em Sphaenorhynchini (*i.e.*, há a presença da estrutura em *Sphaenorhynchus prasinus* e ausência em *Gabohyla pauloalvini*).

11- Gap dorsal de papilas marginais

(0) ausente

(1) presente

Consideramos a presença de gap dorsal quando não há papilas marginais no lábio anterior (Fig. 4). Caráter inaplicado para todas as espécies que não possuem lábio anterior completo.

12- Gap posterolateral de papilas marginais

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 170 de Orrico et al. (2021). Este caráter é aplicado para a região lateral do disco oral (Fig. 4). Em determinadas regiões do disco oral (*e.g.*, ventral e lateral) pode ocorrer a presença de papilas indiferenciadas (Altig & McDiarmid 1999). Caráter não aplicado para espécies que não possuem papilas marginais (*i.e.*, *D. gr. microcephalus*).

13- Fileira de *ridge* A1

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 197 de Dias et al. (2018). *Ridges* são pregas dérmicas internas às papilas marginais no disco oral, que podem suportar fileiras de dentículos (Fig. 6). As siglas se referem

aos *ridges* do lábio anterior: RA1, RA2, RA3 e ao lábio posterior: RP1, RP2, RP3, RP4. Codificamos cada fileira de forma separada, seguindo a ontogenia já observada para as estruturas (Thibaudeau & Altig 1988). Apesar das fileiras RP1 + RA1 serem observadas se formando juntas, no grupo *Dendropsophus microcephalus* há apenas o *ridge* P1. Apesar da ausência e redução de fileiras de dentículos (caracteres 19 ao 26) em Dendropsophini, as espécies possuem uma grande variação no número de *ridges* de forma independente das fileiras de dentículos (como discutido por Dias et al. 2022). Recuperamos a ausência do *ridge* RA2 (car 13:0) como sinapomorfia no clado *D. decipiens* + *D. parviceps* + *D. columbianus* + *D. molitor* + *D. marmoratus* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*; ausência do *ridge* RA3 (car 14:0) como sinapomorfia de Dendropsophini; ausência dos *ridges* RP1 e RP2 (car 15:0, 16:0) como sinapomorfia do grupo *D. microcephalus*; ausência do *ridge* RP3 (car 17:0) sinapomorfia de *Dendropsophus*, com reversão em *D. anceps*. A presença de *ridge* RA3 (car 14:1) aparece apenas em *Trachycephalus typhonius*; *ridge* RP4 é sinapomorfia de Lophyohylini (car 18:1).

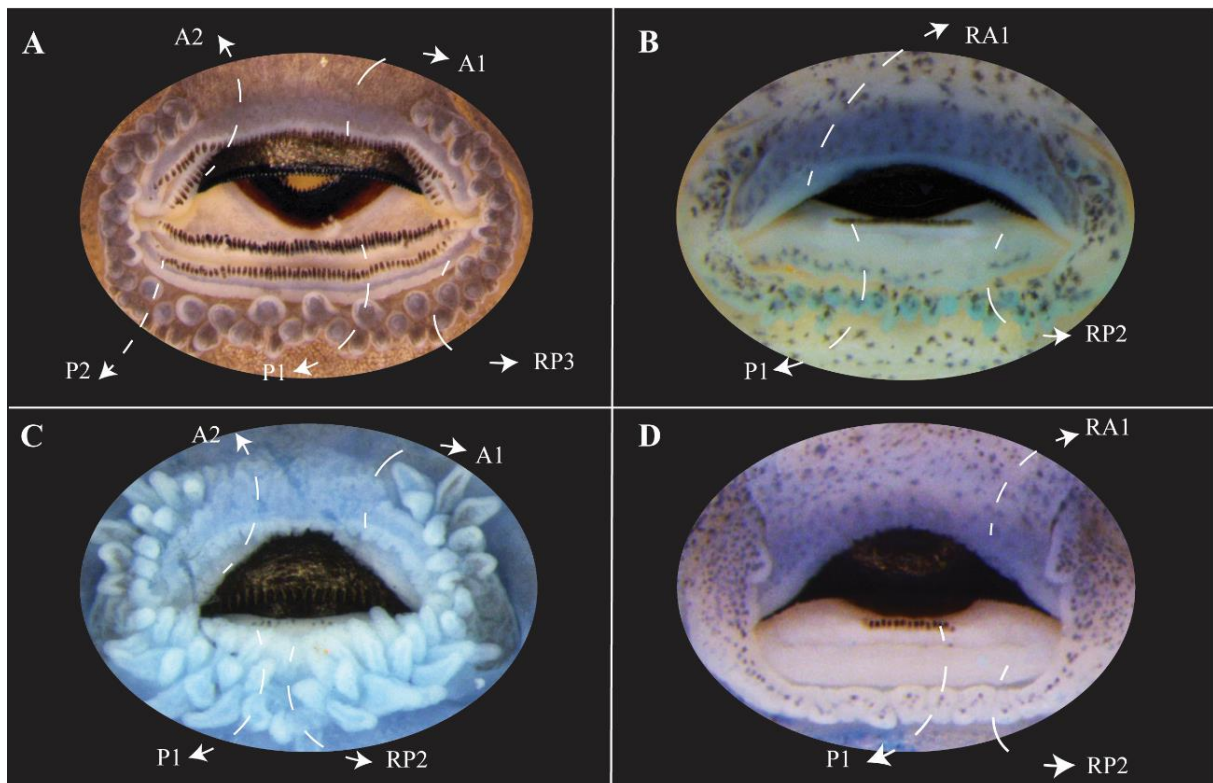


Figura 6. Variação encontrada em *ridges* e fileiras de dentículos em Dendropsophini. Fileiras de dentículos A1, A2, P1, P2 e *ridge* RP3 em *Dendropsophus anceps* (A); fileira de dentículos P1 e *ridges* RA1 e RP2 em *D. soaresi*; fileira de dentículos P1 e *ridges* RA1, RA2 e RP2 em *D. ruschii*; fileira de dentículos P1 e *ridges* RA1 e RP2 em *D. giesleri*. Imagens sem escala.

14- Fileira de *ridge* A2

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 198 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 13.

15- Fileira de *ridge* A3

(0) ausente

(1) presente

Veja caráter 13.

16- Fileira de *ridge* P1

(0) ausente

(1) presente

Seguimos caráter 199 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 13.

17- Fileira de *ridge* P2

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 200 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 13.

18- Fileira de *ridge* P3

(0) ausente

(1) presente

Seguimos caráter 201 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 13.

19- Fileira de *ridge* P4

(0) ausente

(1) presente

Veja caráter 13.

20- Fileira de dentículos A1

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 206 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Caracteres das fileiras de dentículos foram codificados assim como os *ridges* (veja caráter 13). Diversas espécies de *Dendropsophus* perderam, evolutivamente, suas fileiras de dentículos. Esse caráter já foi previamente utilizado em análises filogenéticas (Duellman & Trueb, 1986; Haas 2003; Grant et al. 2016; Dias et al. 2020; Orrico et al. 2021). Aqui não seguimos uma ordem ontogenética geral (*e.g.*, aparecimento simultâneo em fileiras), já que podem ocorrer diferentes caminhos da queratinização de fileiras de dentículos (*e.g.*, Vera-Candioti et al. 2011). Em *Dendropsophus*, foi recuperada como sinapomorfia a ausência da fileira de dentículos A1 e P2 (car 20:0 e 24:1), com reversão em *D. molitor*, *D. columbianus*, *D. stingi*, *D. anceps* e ambíguo em *D. minutus*; ausência da dentículos A2 (car 21:0), com reversão em *D. molitor*, *D. columbianus* e *D. anceps*; ausência de dentículos P3 (car 25:0), com reversão em *D. anceps*. A perda de dentículos P1 (car 23:0) evoluiu de maneira independente no grupo *D. decipiens*, gr. *D. parviceps* no clado das espécies *D. parviceps*, *D. garagoensis*, *D. padreluna* e *D. virolinensis*, gr. *D. leucophyllatus* no clado das espécies *D. sarayacuensis*, *D. triangulum* e *D. ebbtractus* e no gr. *D. microcephalus*. A presença de fileira de dentículos A3 aparece em *Trachycephalus typhonius* (car 22:1) e a presença de P4 é sinapomorfia de Lophyohylini (car 26:1).

21- Fileira de dentículos A2

(0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 207 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 20.

22- Fileira de dentículos A3

(0) ausente

(1) presente

Veja caráter 20.

23- Fileira de dentículos P1

(0) ausente

(1) presente

Seguimos caráter 208 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 20.

24- Fileira de dentículos P2

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 210 de Dias et al. (2018; Fig. 6). Veja caráter 20.

25- Fileira de dentículos P3

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 211 de Dias et al. (2018). Veja caráter 20.

26- Fileira de dentículos P4

- (0) ausente
- (1) presente

Veja caráter 20.

27- Forma do bico córneo anterior

- (0) forma em M
- (1) forma em W
- (2) forma em arco

Adaptado de caráter 20 de Pezzuti et al. (2017). Variação utilizada por Dias et al. (2018: caráter 216). Encontramos alguns padrões na forma do bico córneo anterior nas espécies analisadas (Fig. 7). Em *Dendropsophini* há diversos padrões, o que reflete na ambiguidade da otimização do formato do bico do ancestral da tribo. Em *Xenohyla truncata* e no grupo *D. decipiens* há um padrão em W. Nos outros grupos, o padrão de formato de arco é observado, com exceção de *D. molitor*, que possui formato em M, convergente em *Lophyohylini* e *Scinaxini*.

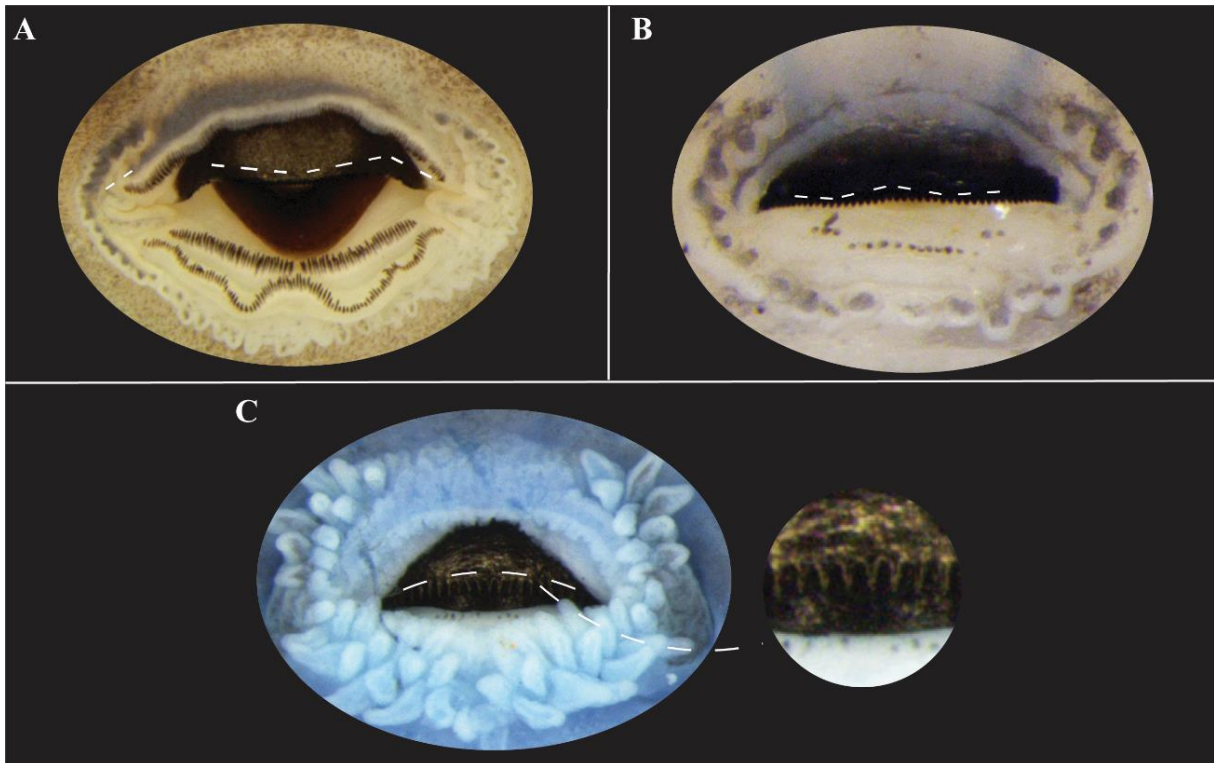


Figura 7. Variação do bico córneo anterior em Dendropsophini: em forma de M com serrilhados pequenos e numerosos em *Dendropsophus molitor* (A); em forma de W com serrilhados pequenos e numerosos em *Xenohyla truncata* (B); em arco com serrilhados grandes e pouco numerosos em *D. ruschii*, com destaque para a porção medial (C). Imagens sem escala.

28- Morfologia do serrilhado do bico córneo anterior

- (0) pequenos e numerosos
- (1) grandes e pouco numerosos

Seguimos caracterização de Pezzuti et al. (2021). A margem do bico córneo anterior pode formada por numerosos serrilhados pequenos, ou por poucos serrilhados robustos (Fig. 7). Aqui, relacionamos a quantidade e tamanho, percebendo a correlação de ambos. Apenas *Dendropsophus ruschii* possui o bico córneo anterior com serrilhados grandes e pouco numerosos, sendo uma autapomorfia putativa da espécie.

29- Posição dos olhos em vista ventral

- (0) dorsal
- (1) lateral

Seguimos o caráter 76 de Faivovich (2002). Em Dendropsophini, todas as espécies possuem olhos laterais, como exceção de *Dendropsophus molitor* (Fig. 8). Olhos laterais são comumente

encontrados em espécies com hábitos nectônicos e olhos dorsais em espécies com hábitos bentônicos (Altig & Johnston 1989).

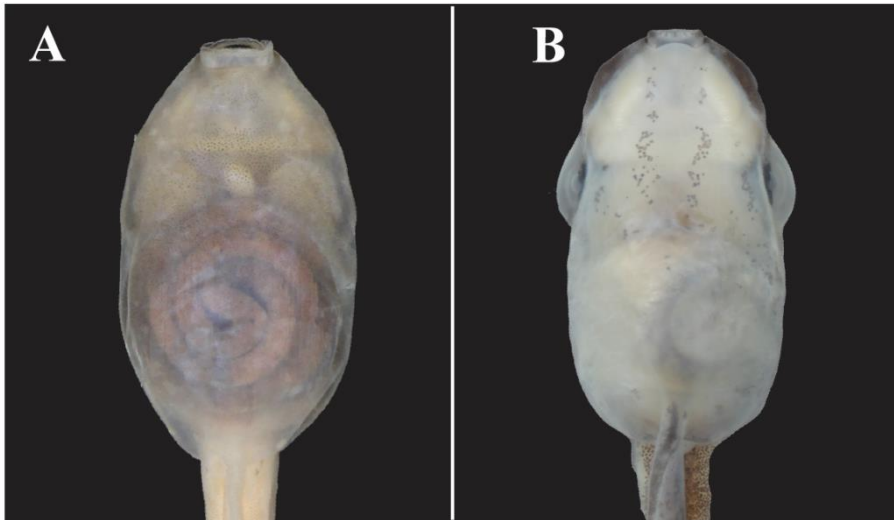


Figura 8. Olhos dorsais em *Dendropsophus molitor* (A); olhos laterais em *Dendropsophus nekronastes* (B). Imagens sem escala.

30- Formato das narinas externas em vista frontal

- (0) redonda
- (1) elíptica

Característica utilizada em descrições e chaves taxonômicas (*e.g.*, Pezzuti et al. 2021). Caráter codificado em vista frontal à narina (não ao corpo). A forma redonda foi codificada quando largura e altura da narina eram similares e elíptica quando a largura era maior que a altura. As narinas externas não conectadas às narinas internas a partir de um saco nasal. Durante a inspiração a água entra pelas narinas (Gradwell 1972), que possuem funções olfatórias, mecano e quimiorreceptoras.

31- Posição das narinas no plano dorsoventral

- (0) dorsal
- (1) lateral

A posição das narinas foi analisada em vista lateral. Quando a narina era localizada na margem dorsal do limite do corpo, o estado 0 foi codificado (Fig. 9). Possivelmente é um caráter de natureza contínua, mas com o escopo adotado já é possível analisar a mudança de posição da narina em *Dendropsophini*.

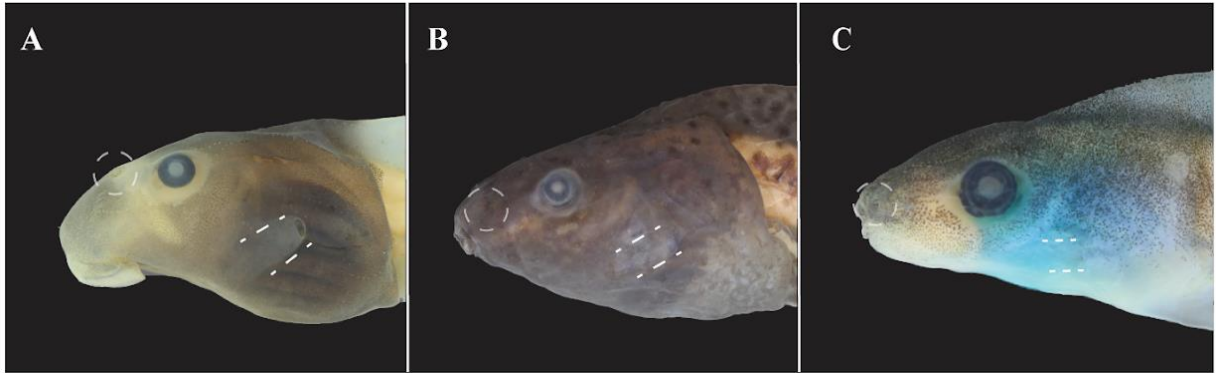


Figura 9. Narina dorsal localizada no terço posterior do focinho em *Scinax feioi* (A); narina lateral localizada no terço mediano do focinho em *Dendropsophus padreluna* (B); narina lateral localizada no terço anterior do focinho em *D. soaresi* (C). Espiráculo posterior (A, B); posterodorsal (C). Imagens sem escala.

32- Posição das narinas em relação ao focinho no plano anteroposterior

- (0) terço anterior do focinho
- (1) terço mediano do focinho
- (2) terço posterior do focinho

Quando as narinas se localizam mais próximas ao disco oral, o estado 0 foi codificado (Fig. 9). Esse estado ocorre apenas em Dendropsophini, com reversões internas (e.g., *Dendropsophus molitor*). Quando as narinas estão mais posteriores entre a metade do focinho e os olhos, o estado 1 foi codificado. Apesar das narinas mais próximas ao focinho já terem sido relacionadas ao tamanho do focinho (e.g., Altig & McDiarmid 1999), essa relação não é observada aqui. Sendo assim, os estados foram estabelecidos de acordo com a proporção entre distância narina-focinho/narina-olho (utilizando a pupila como referência). Apesar de focinhos mais longos em *Scinax*, o gênero comumente possui as narinas externas mais próximas dos olhos, ao contrário da maioria das espécies de *Dendropsophus* em que as narinas são posicionadas anteriormente em relação ao corpo.

33- Direção da abertura do espiráculo

- (0) posterior
- (1) posterodorsal

Seguimos Pezzuti et al. (2017) para estabelecimento do caráter, utilizando o eixo longitudinal do girino como referência. Girinos em que o espiráculo é paralelo a linha longitudinal, o caráter foi codificado como direção posterior e naqueles em que o espiráculo se diverge da linha longitudinal o caráter foi codificado como direcionado posterodorsalmente (Fig. 9).

34- Parede interna do espiráculo

- (0) ausente
- (1) presente

A maioria das espécies de *Dendropsophus* possui parede interna, como exceção de *D. anceps* e grupos *D. marmoratus* e *D. minutus*.

35- Formato do corpo em vista dorsal

- (0) redondo
- (1) elíptico
- (2) ovóide
- (3) formato-violino

Seguimos a caracterização de Pezzuti et al. (2021). Adaptamos o formato elíptico alongado para o formato-violino, quando o corpo possui formato elíptico-alongado com uma depressão medial no corpo (estado 3; Fig. 10). Em Dendropsophini, o corpo ovoide aparece em *Dendropsophus columbianus* e é polimórfico em *D. molitor*, que apresenta também a configuração redonda. O formato-violino é sinapomorfia dos grupos *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*, com reversão para elíptico em *D. stingi* e *D. anceps*.

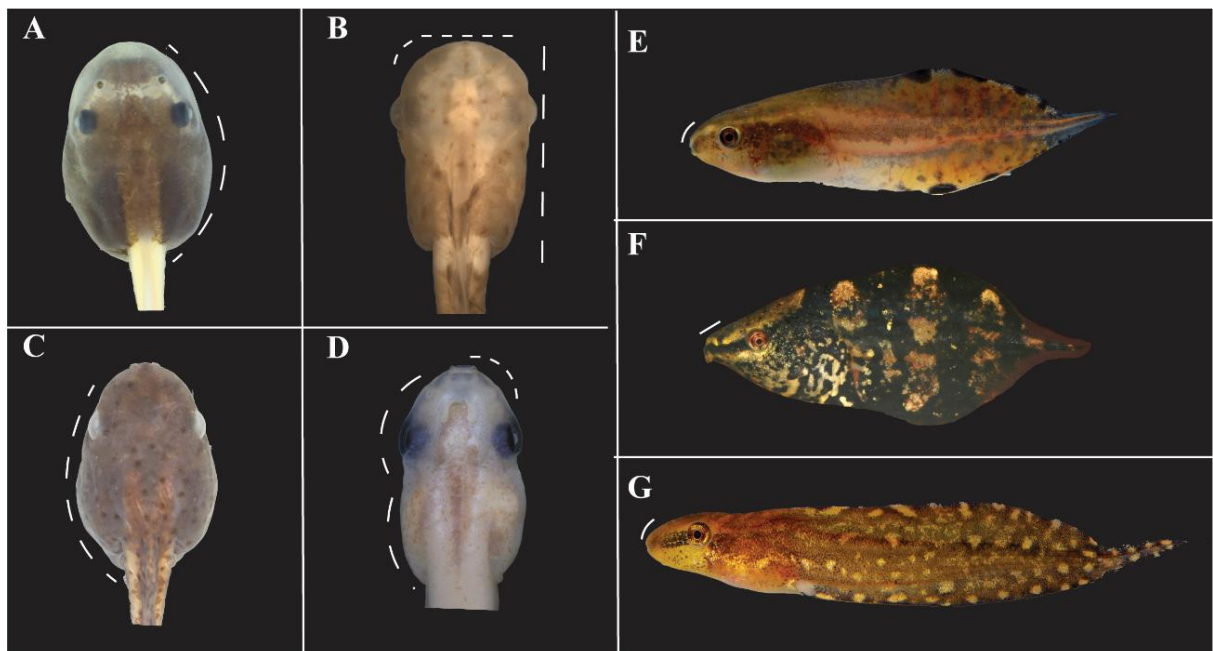


Figura 10. Variação do formato do corpo e do focinho em Dendropsophini. Em vista dorsal, corpo redondo em *Scinax feioi* (A); elíptico em *Xenohyla truncata* (B); ovoide em *Dendropsophus molitor* (C); formato-violino em *D. triangulum* (D). Em vista lateral, globular

em *D. microps* (E); comprimido em *X. truncata* (F); deprimido em *D. jimi* (G). Em vista dorsal, focinho truncado (B); elíptico (D). Em vista lateral, focinho redondo (E, G); inclinado (F). Listras transversais na cauda (F). Imagens sem escala.

36- Formato do corpo em vista lateral

- (0) globular
- (1) comprimido
- (2) deprimido

Seguimos a caracterização de Pezzuti et al. (2021; Fig. 10). Em Dendropsophini, o caráter é ambíguo em diversos grupos. Demonstrando uma possível variação, por exemplo, de globular para deprimido no grupo *D. decipiens*, ou de globular para comprimido no clado *D. microps* + *D. giesleri*. O formato deprimido evoluiu independentemente em *Xenohyla truncata*, no grupo *D. minutus* e na espécie *D. anceps*.

37- Formato do focinho em vista dorsal

- (0) redondo
- (1) elíptico
- (2) truncado

Seguimos a caracterização de Pezzuti et al. (2021; Fig. 10). O formato de focinho truncado é sinapomorfia de *Dendropsophus*, com algumas variações, como nos grupos *D. columbianus* + *D. molitor*, que possuem o formato elíptico.

38- Formato do focinho em vista lateral

- (0) redondo
- (1) inclinado

Seguimos a caracterização de Pezzuti et al. (2021; Fig. 10). O formato de focinho redondo é sinapomorfia de *Dendropsophus*, com algumas variações. O focinho inclinado é sinapomorfia dos grupos *D. nahdereri* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus*, com reversão no grupo *D. microcephalus*.

39- Posição do tubo ventral

- (0) medial

- (1) destro

O tubo ventral pode ser medial ou destro e sua abertura pode ser destra, medial ou sinistra, independentemente de sua posição. Um tubo medial ainda pode possuir uma abertura destra ou sinistra (Altig & McDiarmid 1999). Dessa forma, optamos por caracterizar a posição do tubo ventral, já que diferentes métodos de fixação podem deformar espécimes. *Dendropsophini* possui tubo ventral destro, diferente de *Lophyohylini*, em que é medial (Fig. 11).

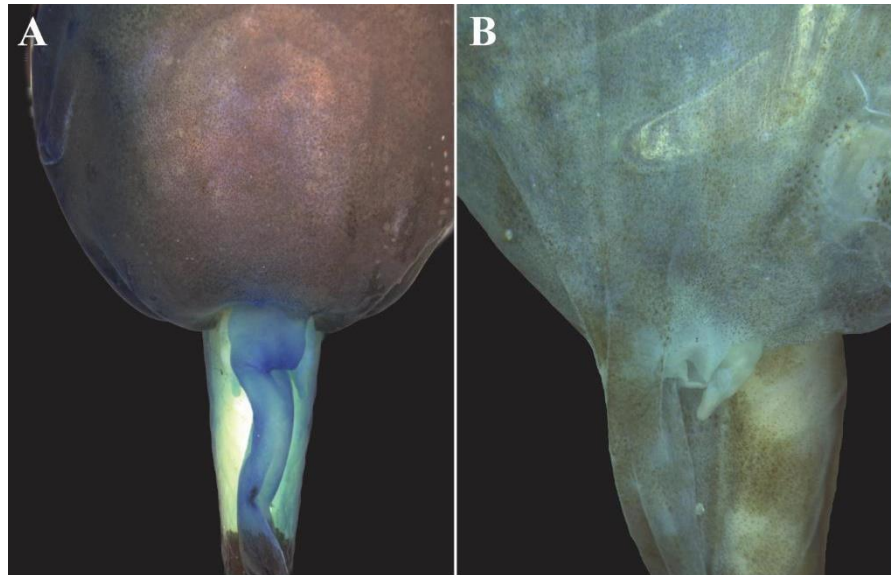


Figura 11. Tubo ventral medial *Scinax feioi* (A); destro em *Dendropsophus columbianus* (B). Imagens sem escala.

40- Posição da abertura do tubo ventral no plano dorsoventral

- (0) acima da margem ventral da nadadeira ventral
 (1) na margem ventral da nadadeira ventral

Seguimos o caráter 75 de Faivovich (2002). Utilizado em Dias et al. (2020; caráter 4). Caráter aplicado para espécies com estado 1 no caráter 8 (*i.e.*, tubo ventral destro). Em *Dendropsophini*, o tubo ventral se localiza acima da margem da nadadeira ventral. Nas espécies de *Dendropsophus* gr. *microcephalus*, as paredes do tubo ventral são muito reduzidas, havendo dificuldade na localização da estrutura em algumas espécies (*e.g.*, *D. jimi*; Fig. 12B). Somente em *D. ruschii* é possível ver uma bainha atrelada a nadadeira ventral a partir do tubo ventral, mas não há mudança da abertura do tubo em relação às outras *Dendropsophus*.

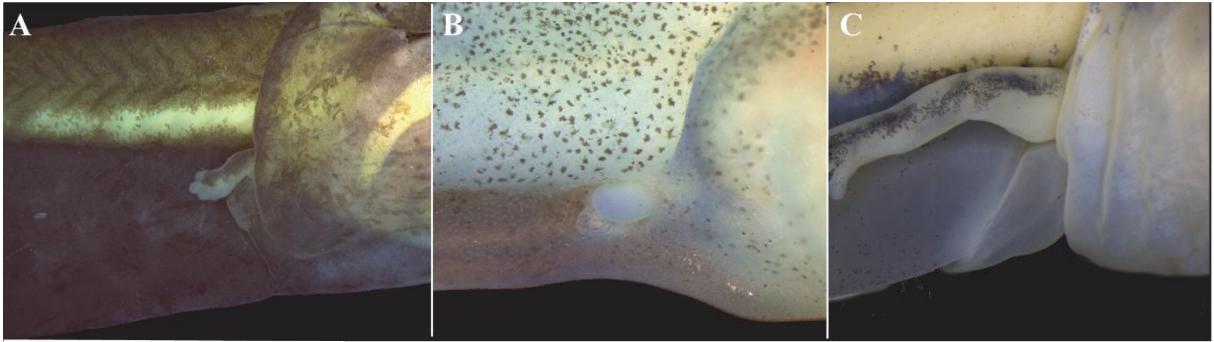


Figura 12. Abertura do tubo ventral acima da margem em *Dendropsophus microps* (A) e *D. jimi* (B); abertura do tubo ventral na margem ventral da nadadeira ventral em *Trachycephalus typhonius* (C). Imagens sem escala.

41- Inserção da nadadeira dorsal

- (0) terço anterior do corpo
- (1) terço mediano do corpo
- (2) terço posterior do corpo

A cauda dos girinos é composta por nadadeiras dorsal e ventral e um músculo com miômeros em forma de V. As nadadeiras não possuem tecido conectivo, proporcionando uma grande amplitude de movimentação para natação (Altig & Johnston, 1989). A inserção da nadadeira dorsal é comparada em relação ao corpo. Em Dendropsophini, alguns grupos possuem a inserção no meio (e.g., *Xenohyla*, *D. parviceps*, *D. marmoratus* e *D. minutus*) ou no terço posterior do corpo (e.g., *D. ruschii*, *D. decipiens*, *D. molitor*, *D. columbianus*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus*). Apenas em *Pseudis minuta* é observado a inserção no primeiro terço do corpo. A ponta da cauda dos girinos pode ter diferentes tipos de terminações, como uma ponta aguda, redonda ou terminada em um alongamento, chamado de flagelo. O flagelo é uma estrutura que se move independente da cauda, sendo assim, espécies podem realizar flutuação na coluna d'água com o auxílio da movimentação de seu flagelo (e.g., em *Xenopus*, Altig & Johnston (1989); em *Pithecopus*, Pezzuti et al. 2016, em *Dendropsophus*, obs. pess.). Há alguns problemas na identificação do flagelo. Por exemplo, em *D. ruschii*, não é possível identificar um flagelo apenas com a observação morfológica de um espécime fixado, já que a espécie possui a cauda terminada em uma margem redonda. Porém, a partir de observação pessoal, notamos que a natação do animal acontece pelo batimento de um flagelo. Sendo assim, optamos por não propor um caráter para a ponta de cauda.

42- Inserção da nadadeira ventral

- (0) anteriormente ao nível do tubo ventral

- (1) ao nível do tubo ventral

Esse caráter foi codificado em vista lateral do girino. Em Dendropsophini, alguns grupos possuem inserção anterior ao nível do tubo ventral (*Xenohyla*, *D. molitor*, *D. marmoratus*, *D. minutus* e *D. leucophyllatus*). Outros grupos possuem inserção no nível do tubo ventral (e.g., *D. ruschii*, *D. decipiens*, *D. parviceps*, *D. columbianus* e *D. microcephalus*).

43- Listras transversais na cauda

- (0) ausente

- (1) presente

Como primeira análise, há possivelmente um padrão plesiomórfico das listras transversais escuras na cauda nas espécies analisadas. A presença das listras é encontrada em *Pseudis*, *Scarthyia vigilans* e em Dendropsophini, em *Xenohyla truncata* (Fig. 10), *Dendropsophus ruschii* e grupo *D. decipiens*. Por outro lado, a ausência das listras é uma sinapomorfia do clado que reúne os demais grupos de Dendropsophini .

Anatomia interna

Cavidade bucal

Teto bucal

44- Pústulas na arena pré-nasal

- (0) ausentes

- (1) presentes

Característica proposta por Wassersug (1980). Adaptado de caráter 72 de Pezzuti et al. (2017). As pústulas podem estar organizadas em crista (e.g., *Dendropsophus ruschii*) ou não (e.g., *D. decipiens*; Fig. 13). A fim de evitar a subjetividade nessa interpretação, codificamos apenas como presença e ausência de pústulas.

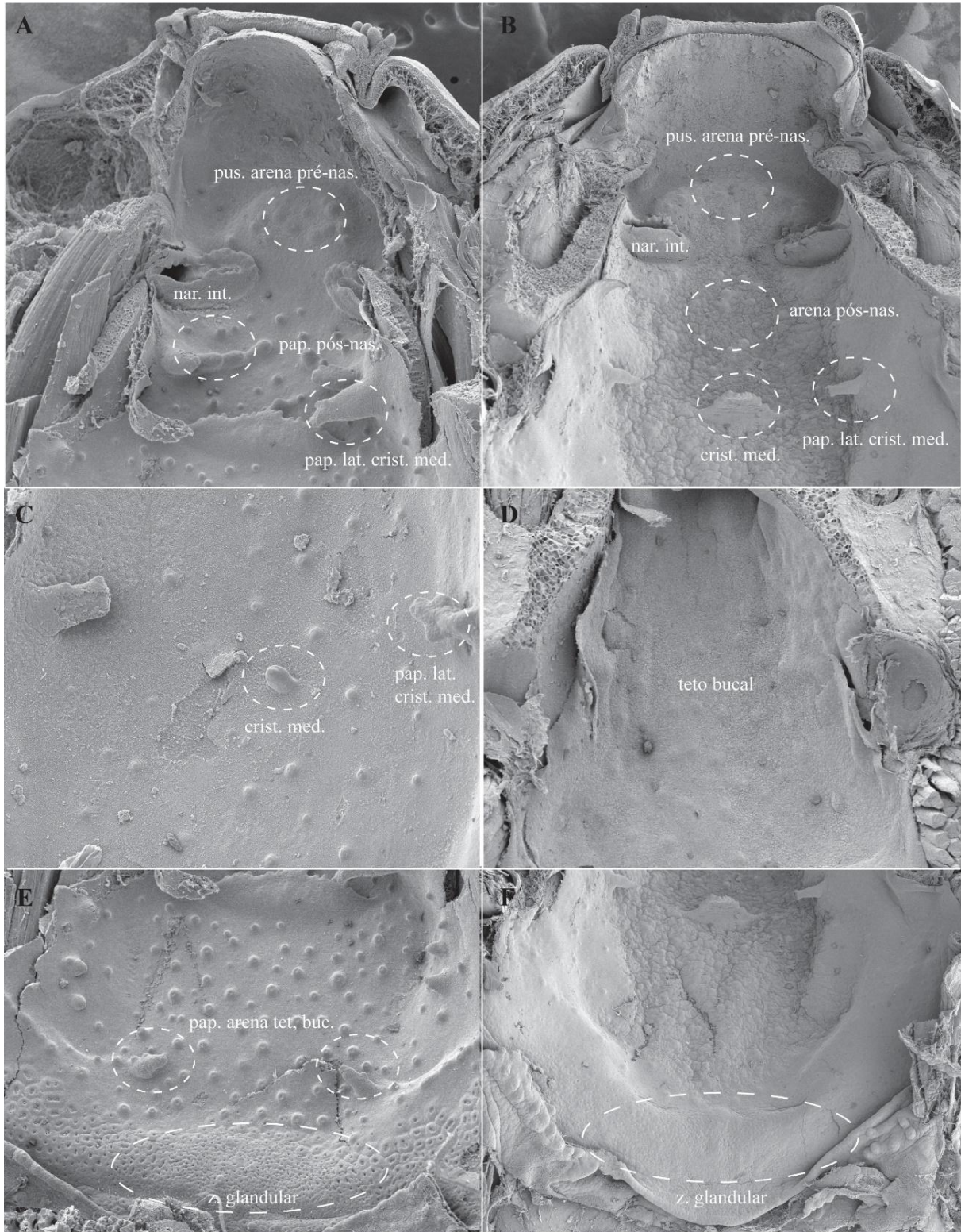


Figura 13. Variação das estruturas do teto da cavidade bucal em *Dendropsophini*: pústulas na arena pré-nasal, narinas internas com vacuidades e projeções na margem anterior, papilas na arena pós-nasal, papila lateral à crista medial desenvolvida com pequenas ramificações em *Dendropsophus anceps* (A); pústulas na arena pré-nasal, narinas internas com vacuidades e projeções na margem anterior, arena pós-nasal com pústulas, crista medial ampla com base larga, papila lateral à crista medial reduzida não ramificada em *D. elegans* (B); crista medial reduzida em forma de papila e papila lateral à crista medial reduzida com pequenas ramificações em *D. novaisi* (C); teto bucal sem estruturas em *D. branneri* (D); papilas em par delimitando a

arena do teto bucal e zona glandular em *D. anceps* (E); zona glandular em *D. elegans* (F).
Imagens sem escala.

45- Botão queratinizado na arena pré-nasal

(0) ausente

(1) presente

O grupo *D. marmoratus* possui uma estrutura queratinizada na área pré-nasal, uma sinapomorfia do grupo (Fig. 14). Wassersug (1980) descreveu estruturas queratinizadas na cavidade bucal como “spur” e as dividiu em 2 tipos, uma que é semelhante a um botão (como descrito aqui para o grupo *D. marmoratus*) e outra bilateral, em outros locais da cavidade bucal, comum nas espécies de *Scinax*, por exemplo. Na descrição dos girinos das espécies *D. soaresi* e *D. seniculus* os autores comentam sobre uma estrutura queratinizada no teto da boca dos indivíduos (Gomes & Peixoto, 1991), mas maiores informações permaneciam desconhecidas.

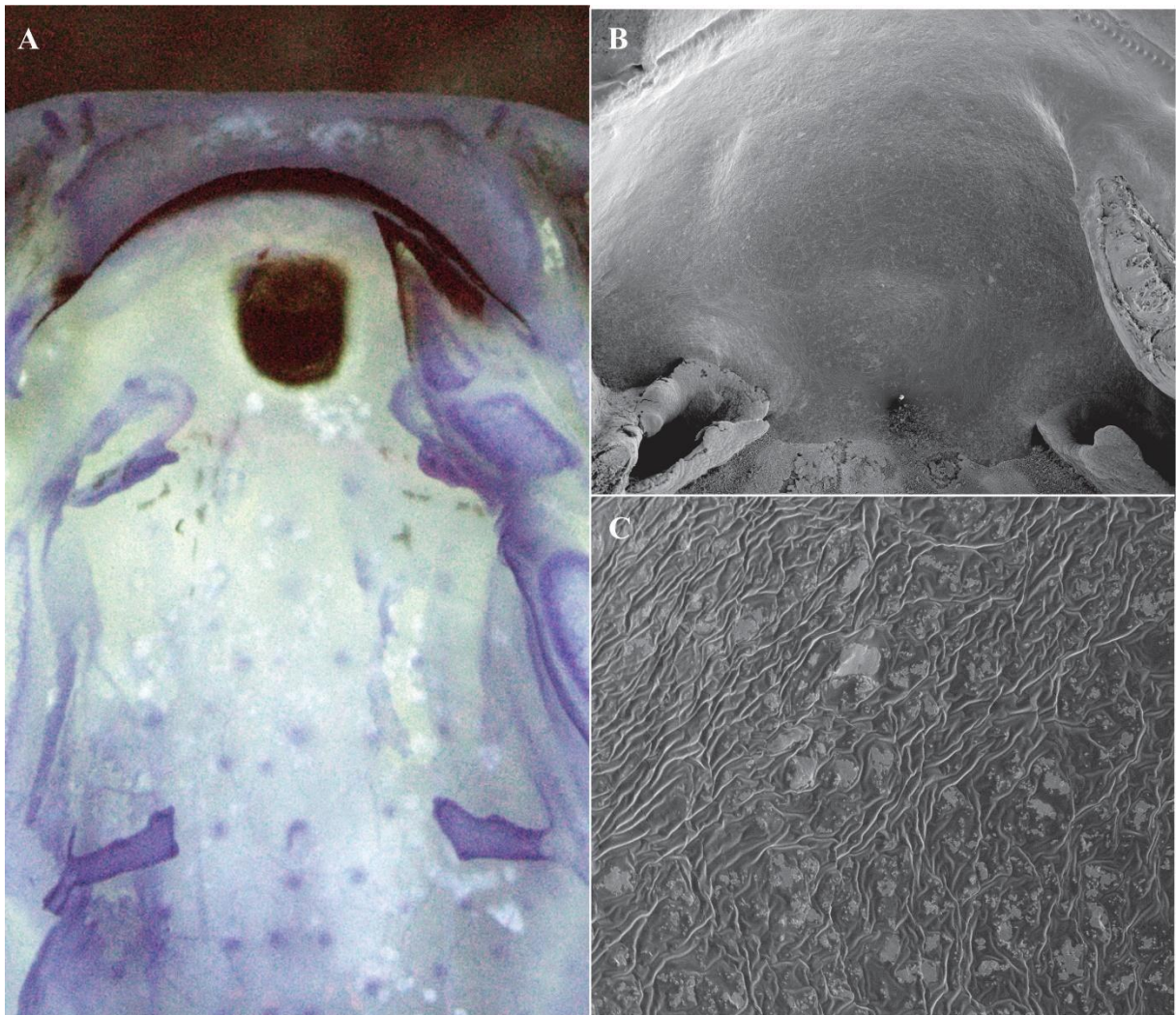


Figura 14. Botão queratinizado na arena pré-nasal em *Dendropsophus seniculus*. Imagem a partir de estereomicroscópio (A); imagens de MEV com 250x (B) e 2500x (C) de aumento.

46- Vacuidades no interior das narinas internas

(0) ausentes

(1) presentes

Proposto por Eeden (1951). Caráter 75 de Pezzuti et al. (2017) e 321 de Dias et al. (2018). Observamos vacuidade na maioria das espécies analisadas (Fig. 15), incluindo no grupo externo, nas espécies *Scinax feioi* e *Pseudis fusca*. Em Lophyohylini essas estruturas são ausentes, ou são indistinguíveis a partir da análise em lupa. Nas outras espécies de Scinaxini, em que utilizamos dados da literatura, não há menção da estrutura (Vera-Candioti 2007; Alcade et al. 2011; Rodrigues et al. 2017). Em Dendropsophini, não há uma vacuidade tão visível, como em *Scinax*, mas encontramos as estruturas em todos os grupos e a percepção só pôde ser feita a partir das imagens de MEV. Algumas variações foram encontradas, como a presença de cílios em *Dendropsophus oliveirai*, *D. soaresi* e *D. seniculus*, ou formatos emaranhados em *D. haddadi* e *D. elegans*. Sendo assim, é notável que a estrutura precisa ser melhor investigada em outros grupos de anuros a partir de imagens de MEV, pois se trata de um caráter de difícil codificação.

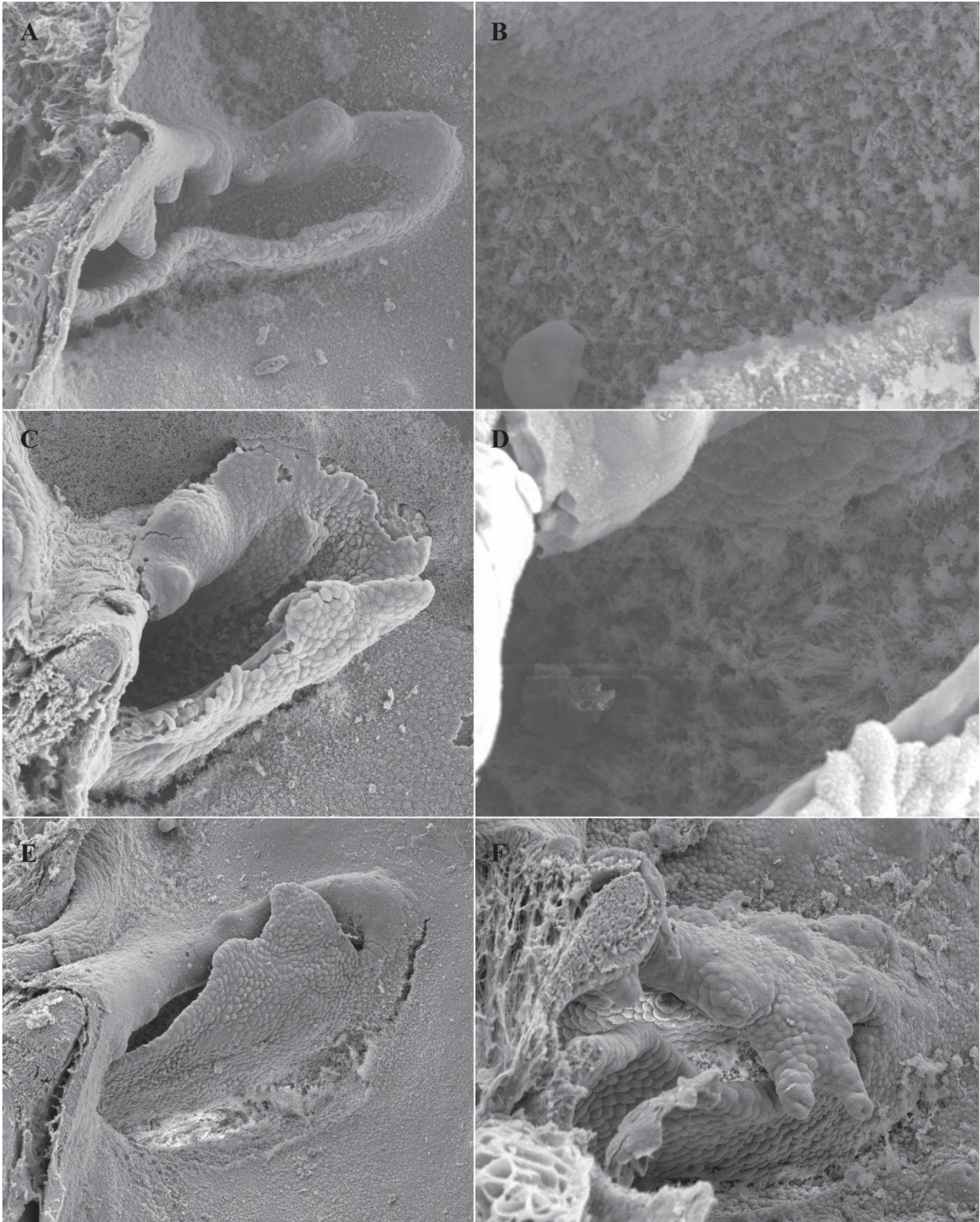


Figura 15. Narina interna com vacuidades em *Dendropsophus haddadi* (A, B) e em *D. seniculus* (C, D). Narina interna com válvula na margem posterior em *Dendropsophus novaisi* (E) e com projeção na margem anterior em *D. nekronastes* (F). Imagens sem escala.

47- Projeções na margem anterior da narina interna

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 319 de Dias et al. (2018). Os autores sugerem essas projeções encontradas a uma proteção mecânica da parte olfatória. Dentre as espécies que possuem projeções na margem anterior na narina interna em Dendropsophini, *Dendropsophus nekronastes* possui a estrutura mais robusta, que cobre a narina interna, possivelmente sendo análoga à válvula da margem posterior da narina interna (Fig. 15).

48- Válvula na margem posterior da narina interna

- (0) ausente ou reduzida
- (1) presente

Seguimos caráter 320 de Dias et al. (2018). A projeção na margem posterior da narina interna é chamada de válvula por ser levemente flexível e mais desenvolvida (Wassersug 1980). Em Dendropsophini, apenas *Dendropsophus novaisi* possui essa estrutura, sendo uma autapomorfia putativa da espécie (Fig. 15).

49- Pústulas pós-nasais

- (0) ausentes
- (1) presentes

50- Papilas pós-nasais

- (0) ausentes
- (1) presentes

Em geral, em Dendropsophini, quando presentes, as papilas pós-nasais se dispõem em pares. Algumas observações pontuais ocorreram em indivíduos *Dendropsophus anceps* (*D. gr. leucophyllatus*), nos quais as papilas tendem a ser mais agregadas formando uma linha e em *D. minutus* (*D. gr. minutus*), em que há dois pares de papilas, sendo que um par se afila na ponta, assim como a papila lateral à crista (Fig. 13). Em *Scarthyla goinorum* as papilas se dispõem em crista.

51- Crista medial

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 334 de Dias et al. (2018). O autor encontrou a ausência da crista medial em girinos macrófagos (e.g., *Oophaga*) e girinos endotróficos (e.g., *Allobates*), como encontrado aqui no grupo *Dendropsophus* gr. *microcephalus* (Fig. 13).

52- Forma da crista medial

- (0) reduzida em forma de papila
- (1) ampla com base larga

Seguimos o caráter 80 de Pezzuti et al. (2017). Essa estrutura é bastante variável, mas geralmente é ampla, marcando o fim da área pós-nasal (Wassersug 1980). Aqui, há uma redução dessa estrutura em diversas espécies (e.g., *D. nekronastes*). No grupo *D. marmoratus* (exceto em *D. nahdereri*), a crista é reduzida a uma papila (Fig. 13).

53- Papila lateral à crista medial

- (0) ausente
- (1) presente

Seguimos o caráter 337 de Dias et al. (2018). Como discutido pelos autores, Wassersug (1980) notou uma relação direta da presença da papila lateral da crista medial com a presença de estruturas da área pós-nasal e arena do teto bucal. Dias et al. (2018) encontrou que em alguns casos, essa relação não ocorria. O mesmo é observado aqui. Por exemplo, em *Dendropsophus nahdereri* em que há crista medial, papila lateral da crista medial e papilas pós-nasais, não há nenhuma outra papila presente no teto da cavidade bucal.

54- Tamanho da papila lateral da crista medial

- (0) reduzida
- (1) desenvolvida

Adaptado do caráter 81 de Pezzuti et al. (2017). Foi feita uma aproximação, através de uma comparação da altura da papila lateral da crista medial com a largura da narina interna. A largura da narina interna foi medida na abertura da estrutura, independente da direção. Quando a altura da crista era até 1/2 da narina interna foi codificado o estado 0 (reduzida), quando maior que 2/3, foi codificado o estado 1 (desenvolvida). O estado 1 é sinapomorfia de *Dendropsophus*, convergente no grupo *Scinax ruber*.

55- Ramificação da papila lateral da crista medial

- (0) não ramificada
- (1) pequenas ramificações
- (2) ramificação em formato de mão

Adaptado do caráter 82 de Pezzuti et al. (2017) e caráter 339 de Dias et al. (2018). Quando a papila não possuiu ramificação, como no formato tubular, foi codificado caráter 0 (e.g., *Dendropsophus minutus*; Fig. 13); quando terminada levemente em ramificações, o caráter 1 foi codificado (e.g., *D. anceps*); quando terminada em ramificação em formato de mão, o caráter 2 foi codificado (autapomorfia de *D. ruschii*).

56- Papilas delimitando a arena do teto bucal

- (0) ausentes
- (1) presentes

O caráter é ambíguo no ancestral de Dendropsophini em decorrência do desconhecimento do sistema em *Gabohyla pauloalvini*. É ausente em *Xenohyla truncata* e presente na maioria das espécies de *Dendropsophus* (Fig. 13). É ausente nos grupos *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus*.

57- Quantidade de papilas delimitando a arena do teto bucal

- (0) par
- (1) dois pares
- (2) múltiplas

Em Dendropsophini, a presença de um par de papilas delimitando a arena do teto bucal é sinapomorfia do clado que reúne os grupos *Dendropsophus parviceps* + *D. columbianus* + *D. molitor*. Em *D. ruschii* e grupo *D. decipiens* há dois pares de estruturas (Fig. 13).

58- Pustulações da arena do teto bucal

- (0) ausentes
- (1) presentes

Seguimos o caráter 342 de Dias et al. (2018). No grupo *Dendropsophus microcephalus* não há pústulas no teto bucal, sendo que essas estruturas evoluem independentemente em *D. oliveirai*,

D. decipiens, *D. giesleri*, *D. nahdereri*, *D. elegans* e *D. ebbrectus* (Fig. 13). Em Dendropsophini há a presença de poros, possivelmente glandulares, em outras partes do teto bucal além da zona glandular. Algumas dessas espécies possuem pústulas com poros (e.g., *Dendropsophus nekronastes*; Fig. 13). É notável também a presença de um tecido glandular ao longo de toda área do teto bucal (e.g., *D. giesleri*) ou em menor quantidade (e.g., *D. nahdereri*). Nenhuma dessas estruturas foram codificadas devido a falta de conhecimento. Glândulas nessas regiões parecem ser raras entre os anuros, já que não encontramos descrições sobre isso. Se forem glândulas secretoras de muco, podem auxiliar na lubrificação para a passagem da água das partículas pela cavidade bucal, assim como o velum ventral (Gradwell 1970).

59- Zona glandular

(0) indistinguível

(1) desenvolvido com glândulas secretórias bem marcadas

Seguimos o caráter 344 de Dias et al. (2018). Codificamos a partir de imagens de MEV (Fig. 13). Wassersug (1980) encontrou uma fraca correlação inversa do tamanho das glândulas secretórias com o tamanho das partículas ingeridas na alimentação, já que encontrou glândulas secretoras reduzidas em espécies micrófagas. Porém, encontramos a zona indistinguível no grupo possivelmente mais especializado em macrofagia, o grupo *Dendropsophus microcephalus*.

Assoalho bucal

60- Projeções infralabiais no nível da mandíbula posterior

(0) ausentes

(1) presentes

Seguimos o caráter 87 de Pezzuti et al. (2017) e 350 de Dias et al. (2018). Segundo os autores, essa estrutura se localiza no nível da mandíbula posterior, ou seja, localizada logo atrás do nível da abertura da boca (Fig. 16 e 17). As projeções parecem ser homoplásticas em Dendropsophini, sendo observadas em *Xenohyla truncata*, *Dendropsophus ruschii*, *D. decipiens*, *D. oliveirai*, *D. giesleri*, *D. microps*, *D. molitor*, *D. soaresi* e *D. minutus*.

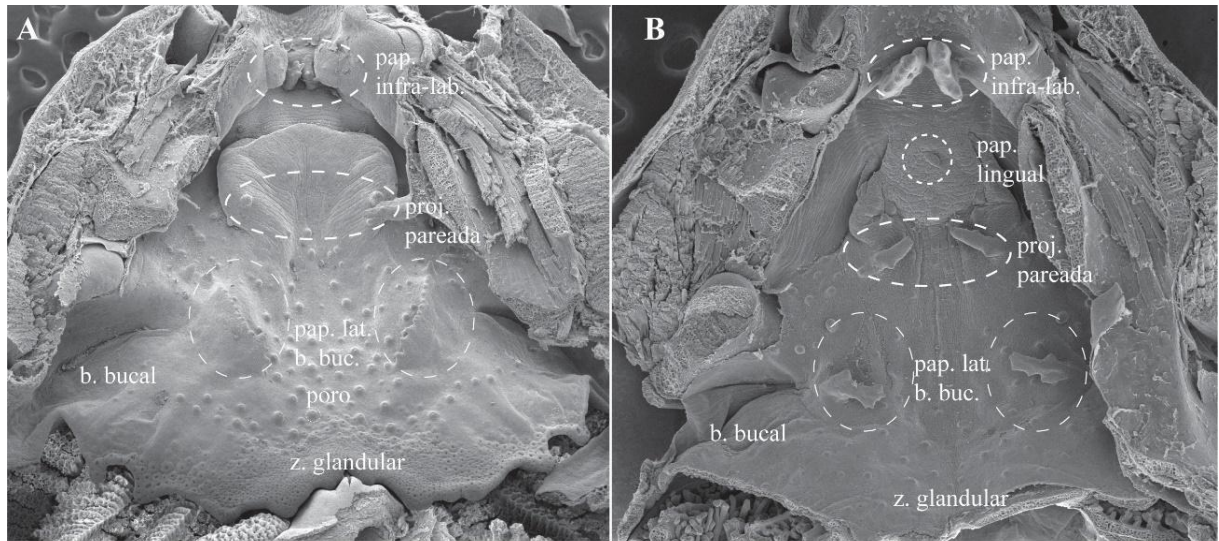


Figura 16. Variação das estruturas do assoalho da cavidade bucal em Dendropsophini: papilas infralabiais mediais e laterais globosas, projeções pareadas no broto lingual, papilas laterais aos bolsos bucais em formato leque com projeções secundárias curtas e base larga, bolsos bucais e zona glandular em *Dendropsophus anceps* (A); papilas infralabiais mediais globosas, papila lingual média, projeções pareadas no broto lingual, papilas laterais aos bolsos bucais em formato cônico com projeções secundárias longas, bolsos bucais e zona glandular em *D. seniculus* (B). Imagens sem escala.

61- Formato das projeções infralabiais no nível da mandíbula posterior

- (0) pústula
- (1) crista
- (2) esporão

Na maioria das espécies em Dendropsophini, quando presentes, as estruturas são pústulas, mas podem estar presentes como uma crista contínua (*Dendropsophus ruschii*; Fig. 17).

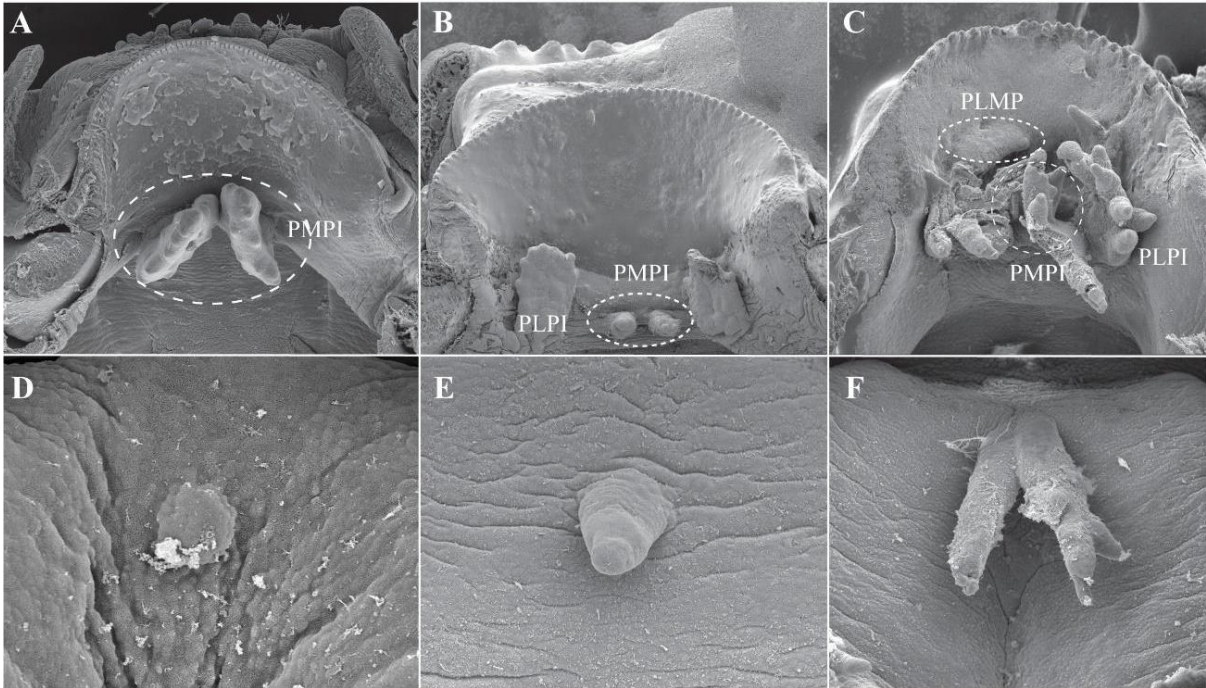


Figura 17. Variação de papilas infralabiais em Dendropsophini: par medial de papilas infralabiais globosas em *Dendropsophus seniculus* (A); par lateral de papilas infralabiais globosas e par medial de papilas infralabiais cônicas em *D. elegans* (B); par medial e lateral de papilas infralabiais em formato de mão e projeções no nível da mandíbula posterior em *D. ruschii* (C). Detalhe de papila lingual única e curta em *Xenohyla truncata* (D), única e média em *D. novaisi* (E) e dupla longa em *D. ruschii* (F). Imagens sem escala.

62- Par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostral

- (0) ausente
- (1) presente

Esse par de papila é localizado medialmente na infrarostral (Fig. 17). Sua presença constitui uma sinapomorfia do clado Sphaenorhynchini + Dendropsophini.

63- Formato das papilas infralabiais do par medial ao nível da infrarostral

- (0) cônicas
- (1) globosas
- (2) formato de mão

Seguimos o caráter 351 de Dias et al. (2018). Essas papilas são globosas na maioria das espécies de Dendropsophini, sendo em formato de mão na espécie *Dendropsophus ruschii* (Fig. 17).

64- Par lateral de papilas infralabiais ao nível da infrarostral

- (0) ausente

(1) presente

Seguimos o caráter 352 de Dias et al. (2018). Essas papilas são localizadas externamente às papilas mediais da infrarostral (Fig. 17). A ausência desse par de papilas ocorre em *Xenohyla truncata* e *Scinax bolengeri*, sendo sinapomorfia do grupo *Dendropsophus marmoratus*.

65- Formato das papilas infralabiais do par lateral ao nível da infrarostral

(0) cônicas

(1) bífidas

(2) globosas

(3) formato de mão

Adaptado de caráter 90 de Pezzuti et al. (2017) e caráter 360 de Dias et al. (2018). A espécie *Dendropsophus ruschii* possui autapomorfia da papila em formato de mão (Fig. 17). O formato bífido foi observado apenas no grupo *Scinax ruber*.

66- Papila lingual

(0) ausente

(1) presente

A ausência de papila lingual vem sendo apontada como sinapomorfia em Dendropsophini (sensu lato, Faivovich 2005; com reversão em *Pseudis* + *Lysapsus*). Essa hipótese vinha sendo corroborada em descrições da cavidade bucal em outras espécies de Dendropsophini (Vera-Candioti 2007; Dias et al. 2019). Na descrição da cavidade bucal de *Xenohyla truncata*, houve o registro de uma pústula no local típico da papila lingual (Dias et al. 2022). Os autores sugeriram que a estrutura se tratava de um vestígio da papila lingual (Fig. 17). Wassersug (1976) definiu que a papila lingual estaria localizada medialmente próximo à base anterior do broto lingual. Mais tarde, Wassersug (1980) definiu papila lingual como sendo qualquer projeção que ocorre no broto lingual. Papilas são definidas como qualquer projeção que tenha sua altura duas vezes maior que sua largura, enquanto pústulas são estruturas menores (Wassersug 1980). Apesar da categorização prática, não é possível afirmar que essas estruturas tenham processos embrionários distintos, ou sejam decorrentes de diferenças no desenvolvimento da mesma estrutura. Entretanto, nas mesmas posições anatômicas se desenvolvem papilas em algumas espécies e pústulas em outras. Isso nos leva a hipotetizar que

as projeções mediais no broto lingual podem ser tratadas como estruturas homólogas dentro de uma série de transformação, representando apenas um nível diferenciado de desenvolvimento (*i.e.*, papilas mais alongadas e pústulas mais curtas). Reportamos pela primeira vez a presença da papila lingual em espécies de *Dendropsophus* (*i.e.*, *D. ruschii* e grupo *D. marmoratus*; Fig. 17). Sendo assim, aqui recuperamos a ausência da papila lingual no clado que reúne os grupos *D. decipiens* + *D. parviceps* + *D. columbianus* + *D. molitor* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*, com reversão no grupo *D. marmoratus*.

67- Tamanho da papila lingual

- (0) curta
- (1) média
- (2) longa

Adaptado de caráter 92 de Pezzuti et al. (2017). O estado 0 foi codificado quando a altura era igual largura (como uma pústula); estado 1 quando altura duas vezes maior que largura; estado 2 quando altura maior que três vezes a largura (Fig. 17). O caráter é ordenado. O caráter foi aplicado apenas para espécies com papila lingual presente. A papila lingual curta foi recuperada como autapomorfia de *Xenohyla truncata* e, a longa, de *Dendropsophus ruschii*.

68- Configuração da papila lingual

- (0) única
- (1) dupla

A papila lingual pode ser encontrada em diversas configurações, podendo ser ausente ou presente em até seis papilas (*e.g.*, *Discoglossus pictus*; Wassersug 1980; Fig. 16). Nas espécies aqui analisadas a papila lingual varia de uma (*e.g.*, *Xenohyla truncata* e grupo *Dendropsophus marmoratus*) a duas (*Lophyohylini*, *Pseudis*, *D. ruschii*; Fig. 17).

69- Projeções pareadas na região posterior do broto lingual

- (0) ausentes
- (1) presentes

Sinapomorfia homoplástica de Dendropsophini. No grupo *D. marmoratus* (exceto *D. nahdereri*) essa projeção é mais desenvolvida e possui ramificação, mas na maioria das espécies

os pares estão presentes como projeções muito curtas (similares a pústulas; Fig. 16). No grupo externo, a estrutura é encontrada em *Scarthyla vigilans* e *Phyllodytes luteolus*.

70- Papilas pré-bolsos bucais

(0) ausentes

(1) presentes

Seguimos o caráter 372 de Dias et al. (2018). A ausência dessas papilas evoluiu de maneira independente em *Xenohyla truncata*, *Dendropsophus microps*, *D. padreluna*, *D. columbianus*, *D. nahdereri* e *D. soaresi* e no grupo *D. microcephalus*.

71- Papilas laterais aos bolsos bucais

(0) ausentes

(1) presentes

Essas papilas se localizam de forma adjacente aos bolsos bucais delimitando a arena do teto bucal (Fig. 16).

72- Formato das papilas laterais aos bolsos bucais

(0) cônico

(1) formato de leque

O estado de formato cônico foi codificado quando a papila era mais alta que larga; o formato de leque, quando a base era mais larga do que alta (Fig. 18). Papila em formato de leque foi observada pela primeira vez por Kaplan & Ruíz-Carranza (1997) nas espécies *Dendropsophus padreluna*, *D. virolinensis*, *D. garagoensis* e ilustrada para *D. stingi*. Os autores classificam a papila em dois tipos, formato de toldo para as espécies *D. padreluna* e *D. garagoensis*, e formato leque para as outras duas. Em Echeverría (1997), o mesmo formato é ilustrado em *D. minutus*. Recentemente, foram descritas as cavidades orais de *D. decipiens* e *Xenohyla truncata* e sugeridas como sinapomorfia da tribo Dendropsophini (Dias et al. 2019, 2022). Recuperamos a presença da estrutura como sinapomorfia homoplástica de Dendropsophini, presente também na espécie *Trachycephalus typhonius*. Esta característica foi perdida nos grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus* (como já observado por Vera-Candioti 2007).

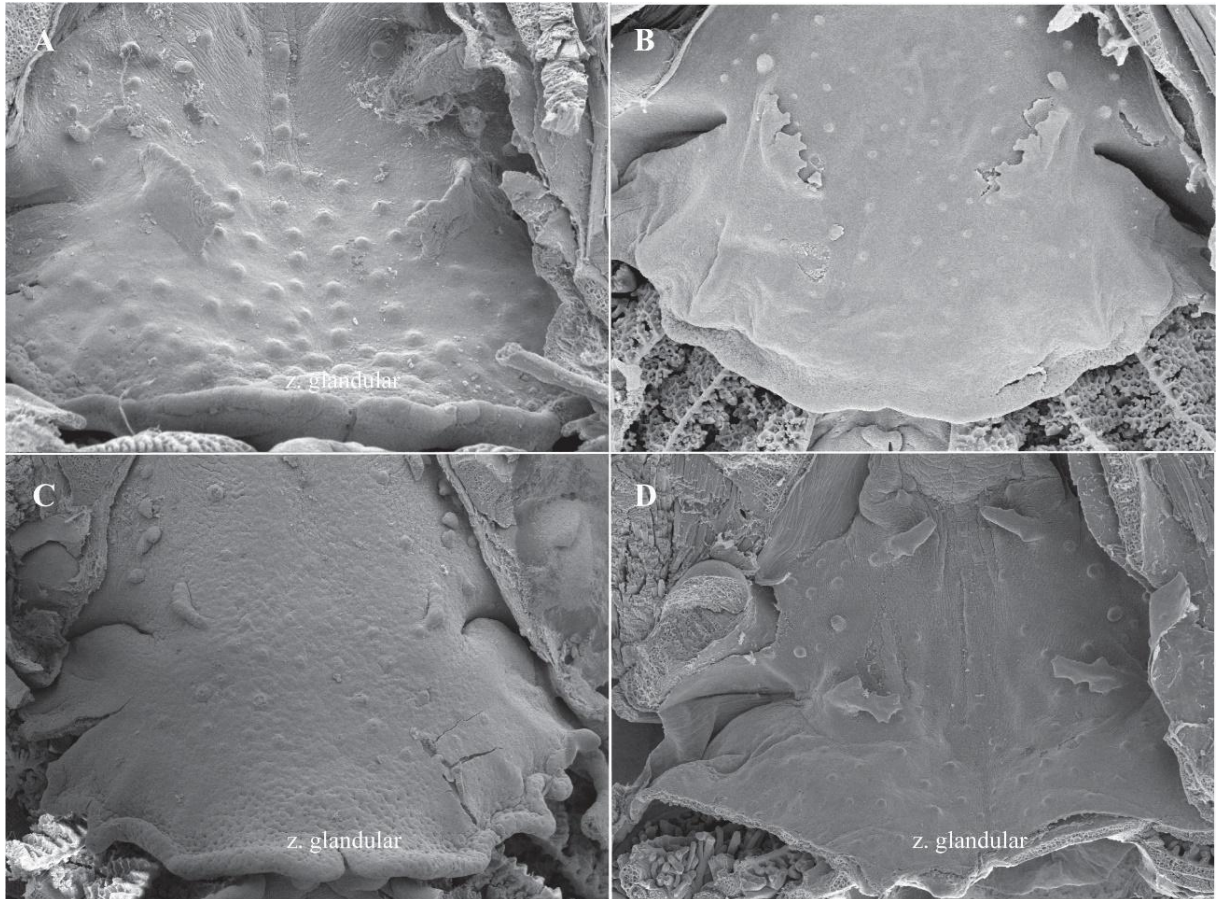


Figura 18. Variação das papilas laterais aos bolsos bucais em Dendropsophini. Papilas laterais aos bolsos bucais em formato leque com base larga e projeção curta em *Dendropsophus anceps* (A); e projeção longa em *D. decipiens* (B); papilas laterais aos bolsos bucais em formato leque com base estreita e projeção curta em *D. nekronastes* (C); papilas laterais aos bolsos bucais em formato cônico em *D. seniculus* (D). Imagens sem escala.

73- Projeções secundárias nas papilas laterais aos bolsos bucais

(0) curtas

(1) longas

Quando a papila lateral em formato de leque possuía a margem irregular tipo pústulas, codificamos o estado 0 (Fig. 18A e C). Quando possuía a margem irregular tipo papilas, codificamos estado 1. Algumas espécies possuem as papilas laterais em formato de leque totalmente fusionadas, como um toldo (Kaplan & Ruíz-Carranza, 1997; *e.g.*, grupo *Dendropsophus parviceps*). Outras espécies possuem a estrutura com projeções na margem (*e.g.*, *D. ruschii*). *Trachycephalus typhonius* foi a única espécie, exceto Dendropsophini, com a presença da estrutura. Nessa espécie, há uma base larga e projeções curtas, diferente das projeções altas em *D. ruschii*.

74- Tamanho relativo da base das papilas laterais aos bolsos bucais em formato de leque

(0) estreita

(1) larga

Para esse caráter, medimos o comprimento da base da papila em formato de leque e comparamos com a longitude do bolso bucal (Fig. 18). Se equivalente a menos de um terço, codificamos como estreita (0); se mais de um terço, larga (1). Recuperamos a presença da papila em formato de leque com a base estreita como sinapomorfia do grupo *Dendropsophus leucophyllatus*.

75- Quantidade das papilas laterais aos bolsos bucais

(0) um par

(1) múltiplas

Em Dendropsophini, recuperamos como sinapomorfia homoplástica a presença de um par de papilas laterais aos bolsos bucais (Fig. 18). O estado é observado em *Trachycephalus typhonius*, *Scinax berthae* e *Scarthyla goinorum*.

76- Pústulas na arena do assoalho bucal

(0) ausentes

(1) presentes

77- Zona glandular

(0) indistinguível

(1) desenvolvida com glândulas secretórias bem marcadas

Veja caráter 60 (Fig. 16). Recuperamos como sinapomorfia do grupo *Dendropsophus microcephalus* a zona glandular do assoalho bucal indistinguível.

Vísceras

78- Cápsula nasal

(0) curta

(1) alongada

Em Sphaenorhynchini + Dendropsophini há um alongamento da cápsula nasal até a parte anterior dos cornos trabeculares, aproximadamente (Fig. 19). Geralmente, a cápsula se

direciona lateroventralmente até a abertura da narina, que nesses grupos é lateral. Nos outros grupos, a cápsula é curta com abertura na região do processo muscular.

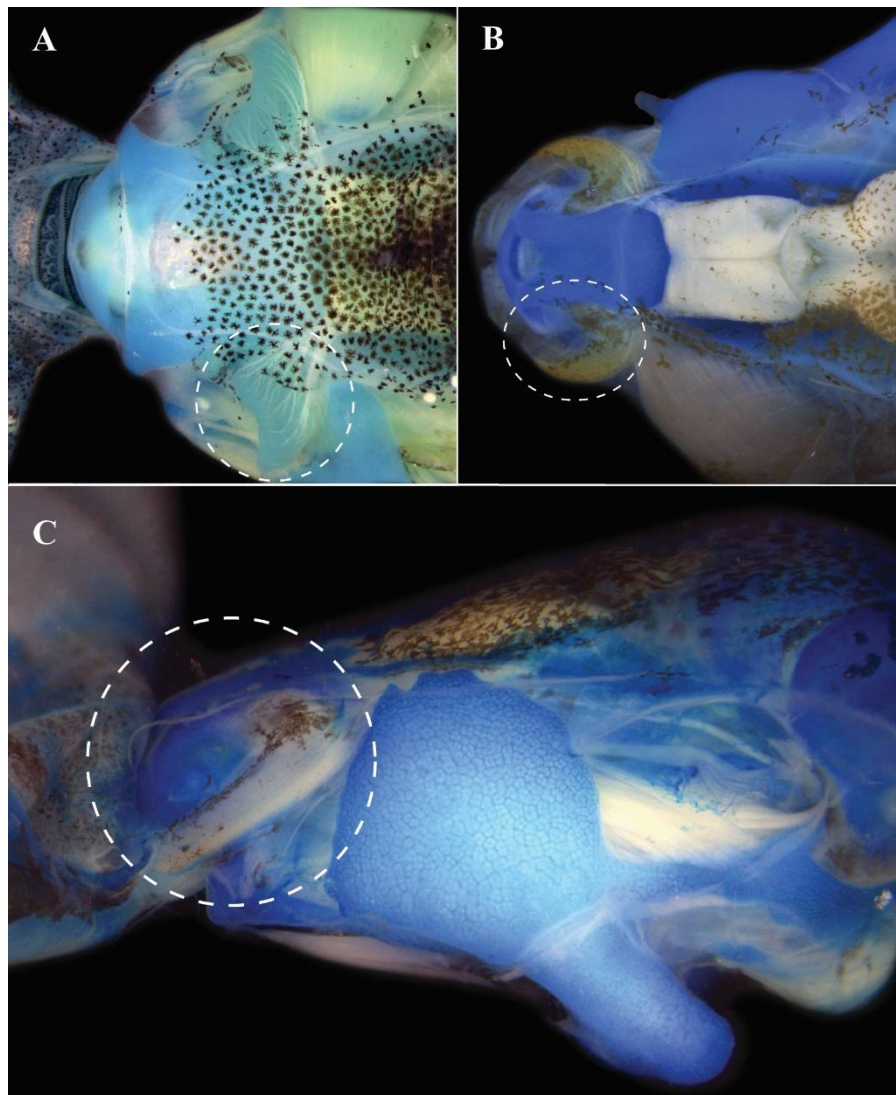


Figura 19. Capsula nasal curta em *Dendropsophus anceps* (A) e alongada em *D. branneri* (B) e *D. bipunctatus* (C). Imagens sem escala.

79- Ponto de inflexão do tubo do intestino

(0) centro

(1) deslocado do centro

Adaptado de caráter 78 de Faivovich (2002). Uma linha imaginária longitudinal foi traçada ao corpo do girino. Se o ponto de inflexão do tubo de intestino se localizava no meio da linha, o estado 0 foi codificado. Se deslocado, o estado 1 foi codificado (Fig., 20).

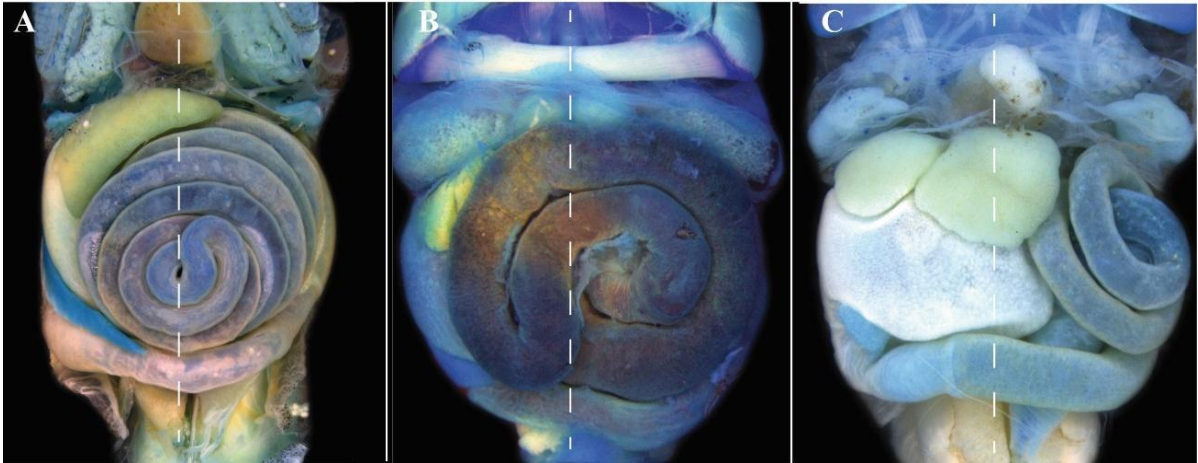


Figura 20. Tubo do intestino longo e com ponto de inflexão no centro da cavidade abdominal em *Dendropsophus anceps* (A); tubo do intestino longo e deslocado do centro da cavidade abdominal em *D. ruschii* (B); tubo do intestino curto e deslocado do centro da cavidade abdominal em *D. branneri* (C). Imagens sem escala.

80- Tamanho relativo do intestino

(0) longo

(1) curto

O comprimento do intestino é altamente variável em Dendropsophini. Os grupos *Dendropsophus marmoratus*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus* possuem o intestino reduzido e restrito à lateral direita do corpo, já os *D. ruschii*, *D. decipiens*, *D. parviceps*, *D. molitor* e *D. columbianus* possuem intestino longo que ocupa uma grande porção da cavidade abdominal. Para uma primeira representação do comprimento do intestino, comparamos a proporção da superfície ocupada pelo tubo do intestino em relação à cavidade abdominal. Essa proporção foi feita a partir de fotografias de indivíduos dissecados em vista ventral. O estado longo (0) foi codificado quando o tubo do intestino ocupava mais da metade da cavidade abdominal; o estado curto (1), quando o intestino era restrito à uma porção menor (Fig. 20).

Musculatura

81- Extensão do m. *rectus abdominis*

(0) não alcança o nível da cesta branquial

(1) alcança o nível da cesta branquial

(2) ultrapassa o nível da cesta branquial

Comumente alongado até o nível da cesta branquial em Dendropsophini, ultrapassando a porção anterior do abdômen, o m. *rectus abdominis* alcança somente o meio da cavidade abdominal

em alguns grupos de *Dendropsophus* (e.g., *D. gr. parviceps*, *D. columbianus*, *D. gr. decipiens*; Fig. 21). Algumas dessas espécies possuem a inserção do músculo na parede abdominal (e.g., *D. decipiens*), já outras no próprio peritônio (e.g., *D. anceps*). Recuperamos como sinapomorfia homoplástica o estado 2 no grupo *D. microcephalus* e em *Phyllodytes luteolus*.

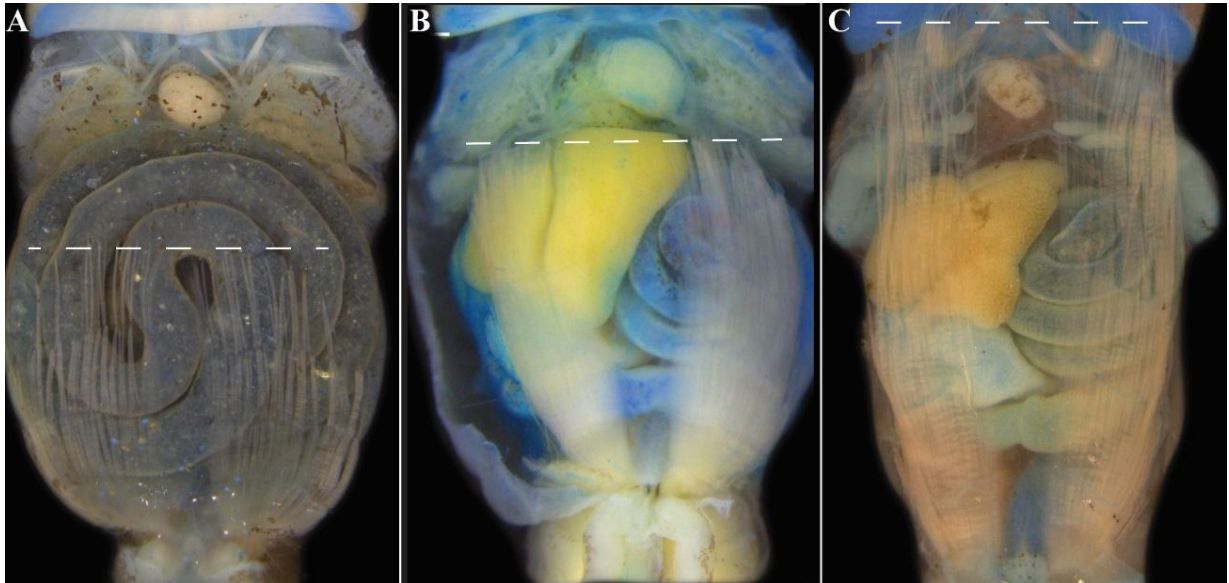


Figura 21. Configurações do músculo *rectus abdominis* em Dendropsophini. Não alcançando o nível da cesta branquial em *Dendropsophus microps* (A); alcançando o nível da cesta branquial em *D. seniculus* (B); ultrapassando o nível da cesta branquial em *D. branneri* (C). Imagens sem escala.

82- Continuidade do m. *subarcualis rectus II–IV*

(0) contínuo

(1) descontínuo

Caráter 38 de Haas 2003. Na maioria das espécies de Dendropsophini este músculo é contínuo do ceratobranquial I ao ceratobranquial IV. Em alguns grupos, como *D. microcephalus*, este músculo é descontinuado no ceratobranquial III (Vera-Candioti 2007; Fig. 22). Essa configuração evoluiu de forma independente em *Dendropsophus*, *Pseudis* e *Lysapsus* (e.g., Haas, 2003; Vera-Candioti & Haas 2004, Vera-Candioti 2004). Em *Dendropsophus*, o músculo de forma contínuo já tinha sido reportado para *D. ebbractus* e *D. decipiens* (Haas, 2003, Dias et al. 2019). Dias et al. (2022) observaram o músculo contínuo em *Xenohyla truncata* e sugeriram que a configuração descontínua seria uma sinapomorfia de Pseudini (Dias et al. 2022). Além do registros anteriores, encontramos a configuração do músculo descontínuo nos grupos *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus*, *D. minutus*. No grupo externo, *Sphaenorhynchus* também possui o músculo descontinuado, sendo possível que seja uma sinapomorfia de Pseudini + Sphaenorhynchini, reaparecendo em grupos de Dendropsophini. *Trachycephalus*

typhonius possui uma configuração única em que o músculo é descontínuo em duas regiões, no ceratobranquial III e II (Fig. 22C).

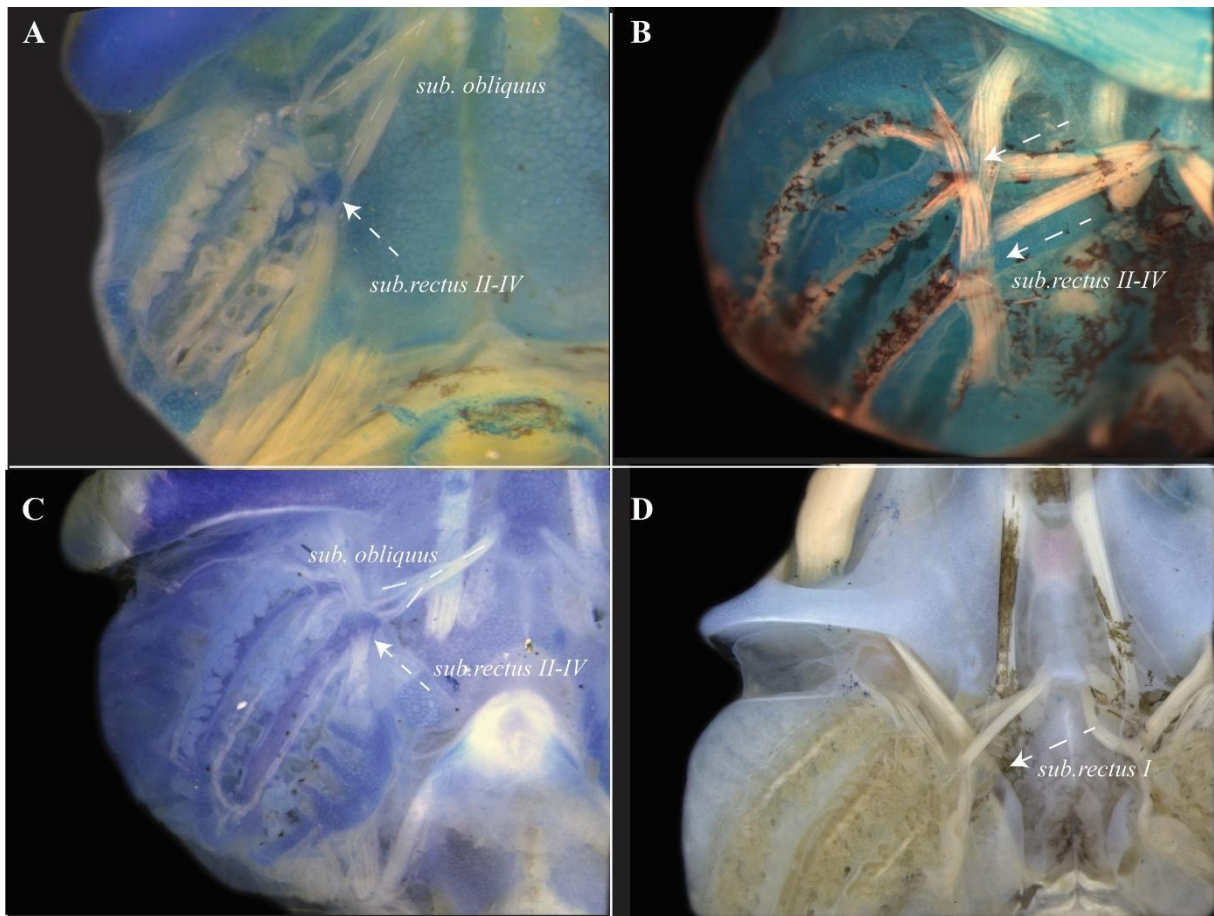


Figura 22. Variações dos músculos *m. subarcualis rectus I*, *subarcualis rectus II–IV* e *subarcualis obliquus* em Dendropsophini. *M. subarcualis rectus II–IV* descontínuo no ceratobranquial III com inserção dorsal no ceratobranquial I e *m. subarcualis obliquus* em dois feixes levemente separados em *Dendropsophus bipunctatus* (A); *m. subarcualis rectus II–IV* descontínuo no ceratobranquial III e II com inserção dorsal no ceratobranquial I e *m. subarcualis obliquus* em dois feixes bem separados em *Trachycephalus typhonius* (B); *m. subarcualis rectus II–IV* com inserção dorsal no ceratobranquial III e *m. subarcualis obliquus* em dois feixes levemente separados em *Phyllodytes luteolus* (C); *m. subarcualis rectus I* ventral ao nível da inserção do *m. subarcualis obliquus* em *D. padreluna* (D). Imagens sem escala.

83- Região da inserção dorsal *m. subarcualis rectus II-IV*

- (0) ceratobranquial III
- (1) ceratobranquial II
- (2) ceratobranquial I

Seguimos caráter 37 de Haas (2003). Nas espécies estudadas, a configuração mais encontrada do músculo *subarcualis rectus II-IV* é a inserção dorsal no ceratobranquial III (Fig. 22).

Recuperamos como sinapomorfia de Scinaxini a inserção no ceratobranquial II e uma autapomorfia da inserção no ceratobranquial I em *Phyllodytes luteolus* (Fig. 22C).

84- Inserção do feixe de fibras ventrais do músculo *subarcualis rectus I*

- (0) ao nível da inserção do m. *subarcualis obliquus*
- (1) ventral ao nível da inserção do m. *subarcualis obliquus*

Adaptado de caráter 34 e 35 de Haas (2003). O músculo *subarcualis rectus I* comumente possui feixes dorsais, no ceratobranquial I, e ventrais, que podem se dividir em dois, nos processos branquiais ou ceratobranquiais II e III. Em Dendropsophini, todas as espécies possuem os feixes dorsais no ceratobranquial I. A maioria das espécies possui inserção de um dos feixes no processo branquial II. O feixe ventral possui variação, podendo se inserir no processo branquial III do ceratobranquial III (junto com o m. *subarcualis obliquus*), ou no ceratobranquial III, passando ventralmente pelos feixes do m. *subarcualis obliquus*. Algumas espécies possuem um dos feixes ventrais mais alongado, inserindo no ceratobranquial IV (e.g., *Dendropsophus anceps*, grupos *D. molitor*, *D. columbianus* e *D. parviceps*; Fig. 22D). Percebe-se nesses grupos que há um grande desenvolvimento das cestas branquiais, possivelmente tendo relação com o músculo alongado. Nos grupos *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus* ambos os feixes ventrais se inserem juntos, sendo difícil distinguir as inserções nos ceratobranquiais II e III (Haas 2003).

85- Composição do m. *subarcualis obliquus*

- (0) um feixe
- (1) dois feixes, levemente separados
- (2) dois feixes, bem separados

Seguimos caráter 38 de Pezzuti et al. (2017). Como os autores propuseram, o estado 2 foi codificado quando os dois feixes são separados desde o urobranquial (Fig. 22). Os dois feixes levemente separados são encontrados apenas no grupo *Dendropsophus microcephalus* e *Pseudis*.

86- Inserção do m. *interhyoideus*

- (0) ao longo da região ventral do ceratohyal
- (1) restrito a região medial ventral do ceratohyal

Recuperamos o estado 1 como sinapomorfia do grupo *Dendropsophus microcephalus* (Fig. 23C). Nas espécies do grupo, o músculo *interhyoideus* origina-se no meio de ceratohyal, sendo mais curto, em contraste com todas as outras espécies da tribo Dendropsophini e do grupo externo (Fig. 23).

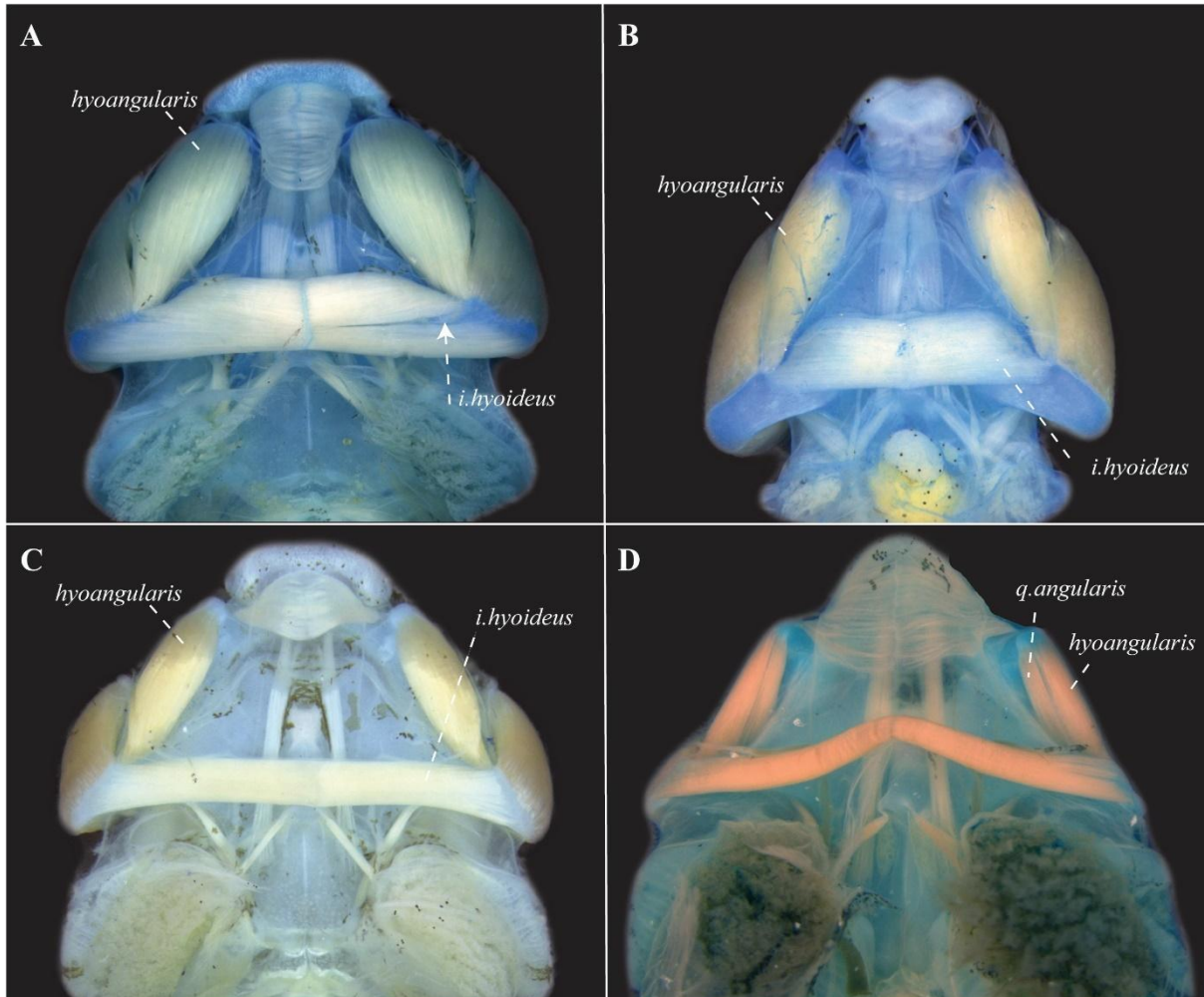


Figura 23. Variação dos músculos hioideos em Dendropsophini. Músculo *interhyoideus* ao longo da região ventral em dois feixes e m. *hyoangularis* robusto em *Dendropsophus novaisi* (A); m. *interhyoideus* restrito a região medial do ceratohyal em único feixe e m. *hyoangularis* robusto em *D. nanus* (B); m. *interhyoideus* ao longo da região ventral em único feixe e m. *hyoangularis* robusto em *D. giesleri* (C); m. *interhyoideus* ao longo da região ventral e m. *hyoangularis* delgado em *D. molitor* (D). Imagens sem escala.

87- Configuração do m. *interhyoideus*

(0) em único feixe

(1) em dois feixes

Em todas as espécies analisadas, o músculo *interhyoideus* possui um único feixe que se insere na região ventral do ceratohyal. No grupo *Dendropsophus marmoratus* é possível ver uma divisão longitudinal no músculo, como um intervalo entre os dois feixes (Fig. 23).

88- Inserção do m. *hyoangularis*

- (0) dorso do ceratohyal
- (1) ventre do ceratohyal
- (2) face anterior do ceratohyal

As fibras do músculo *hyoangularis* geralmente se originam no face anterior de ceratohyal em Dendropsophini (Fig. 24). Possivelmente é uma sinapomorfia da tribo, mas como não temos informações de *Gabohyla pauloalvini* em Sphaenorhynchini, o caráter foi recuperado como ambíguo no ancestral. No grupo externo, inserção ocorre mais comumente no dorso do ceratohyal e apenas em *Sphaenorhynchus* a inserção é no ventre do ceratohyal.

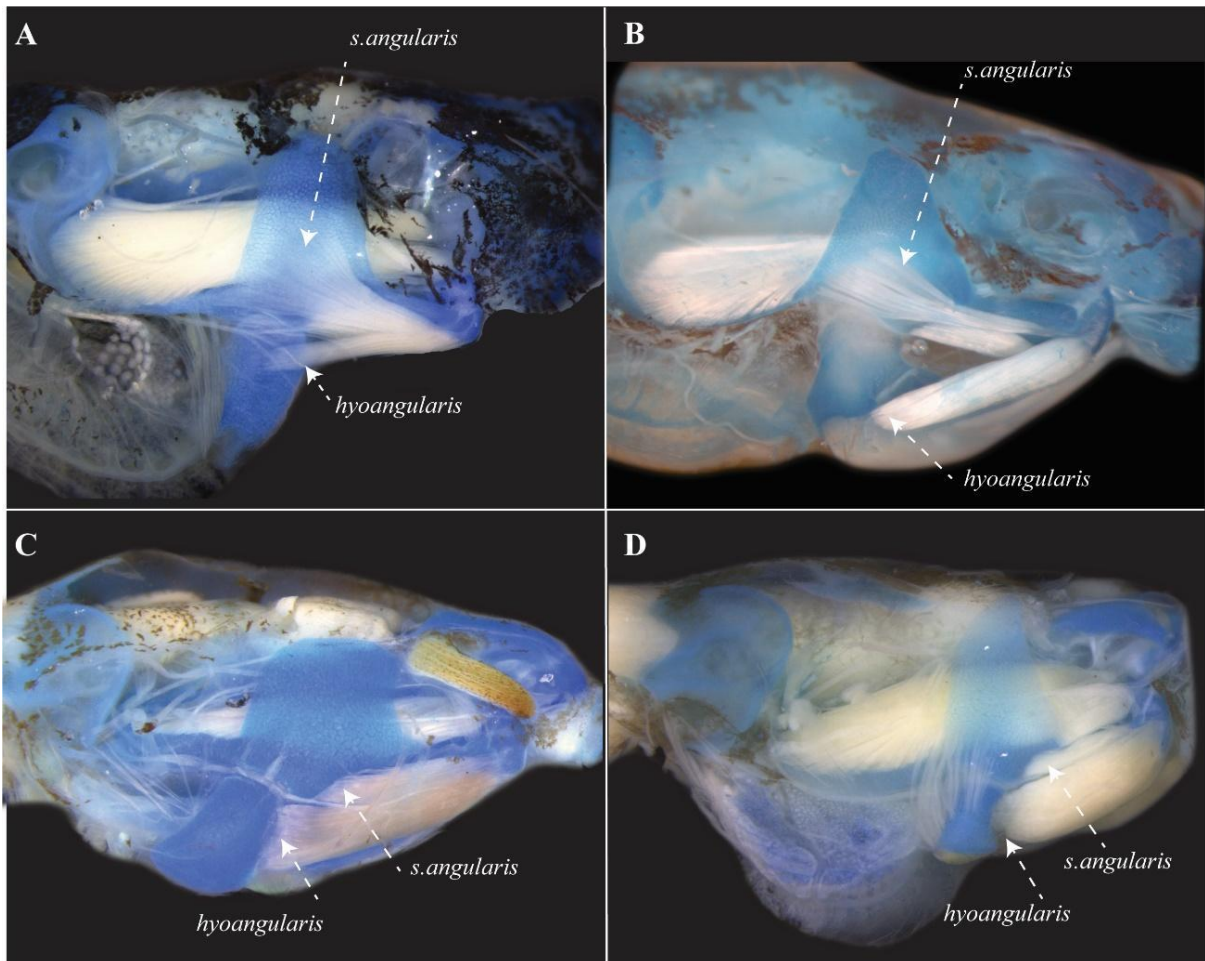


Figura 24. Variações dos músculos *hyoangularis* e *suspensorioangularis* em Dendropsophini. Músculo *hyoangularis* inserido no dorso do ceratohyal e m. *suspensorioangularis* ocupando aproximadamente a porção medial inferior em *Scinax feioi* (A); m. *hyoangularis* inserido no ventre do ceratohyal e m. *suspensorioangularis* ocupando aproximadamente a porção medial inferior em *Sphaenorhynchus prasinus* (C); m. *hyoangularis* inserido na face anterior do ceratohyal e m. *suspensorioangularis* restrito à margem ventral do processo muscular em *D. branneri* e *D. triangulum* respectivamente (C, D). Imagens sem escala.

89- Robustez do m. *hyoangularis* em vista ventral

(0) delgado

(1) robusto

Adaptado de caráter 44 de Pezzuti et al. (2017). Recuperado como sinapomorfia homoplástica de Dendropsophini (*i.e.*, convergente em *Scinax bolengeri* e *S. nasicus*), o m. *hyoangularis* é muito robusto, cobrindo o m. *quadratoangularis*. O estado 0 é uma autapomorfia de *D. molitor* (Fig. 24). É notório o maior desenvolvimento do *hyoangularis* no grupo *D. marmoratus*.

90- Desenvolvimento do m. *suspensorioangularis*

(0) ocupa aproximadamente a porção medial inferior do processo muscular

(1) restrito à margem ventral do processo muscular

Adaptado de caráter 40 de Pezzuti et al. (2017). Nos grupos externos (*e.g.*, *Scinax*, *Phyllodytes*, *Sphaenorhynchus*, *Trachycephalus*), o músculo *suspensorioangularis* se desenvolve até a porção medial do processo muscular. Já em Dendropsophini, o músculo está restrito a margem ventral do processo muscular (Fig. 24).

91- Desenvolvimento do m. *mandibulolabialis superior*

(0) restrito a lateral do lábio anterior

(1) alcança a porção medial do lábio anterior

Na literatura vendo sendo apontado a ausência do *mandibulolabialis superior* em espécies de *Dendropsophus*, como em *D. ebbrectus* (Haas, 2003), *D. microcephalus* e *D. nanus* (Vera-Candioti, 2007) e *D. decipiens* (Dias et al. 2019). A presença do músculo na tribo foi pela primeira vez reportada em *Xenohyla truncata* (Dias et al. 2022). Aqui, registramos a presença do músculo na maioria das espécies analisadas, inclusive em *D. decipiens*. No gênero, as fibras do *mandibulolabialis* alcançam somente a porção lateral do lábio anterior, no qual é reduzido no grupo (Fig. 25). Assim, apesar do lábio anterior incompleto em Dendropsophini, o grupo ainda apresenta o músculo de forma reduzida. No grupo externo, o músculo é mais desenvolvido, alcançando a porção medial do lábio anterior (*e.g.*, *Scinax feioi* e *Trachycephalus typhonius*).

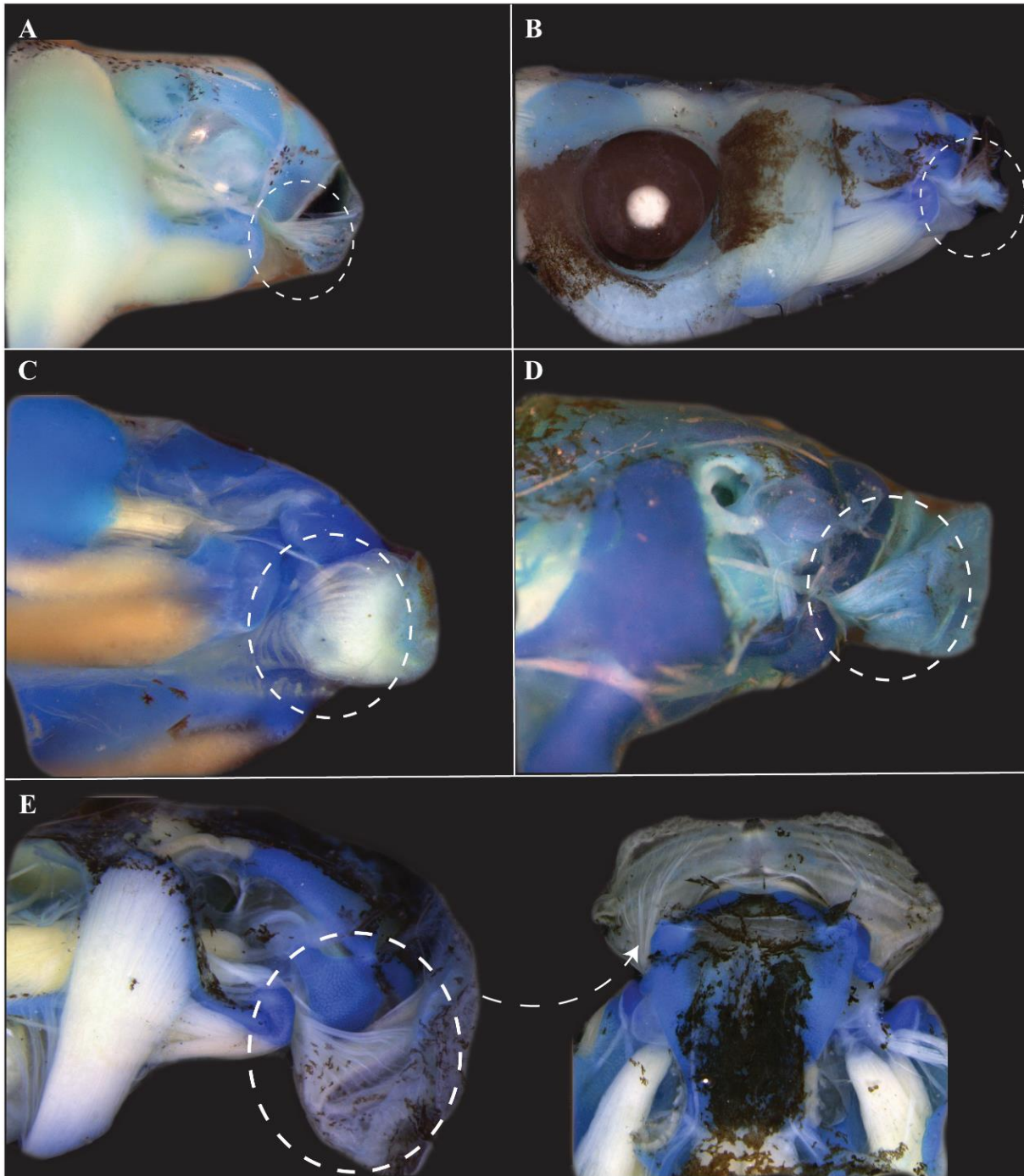


Figura 25. Músculo *mandibulolabialis* com inserção restrita a lateral do lábio anterior em *Dendropsophus anceps*, *D. nekronastes*, *D. branneri* e *D. ruschii*, respectivamente (A-D) e alcançando a porção medial do lábio anterior em *Scinax feioi* (E). Imagens sem escala.

92- Inserção do m. *levator mandibulae lateralis*

(0) tecido conectivo próximo ao processo posterodorsal da suprarostrais ou tecido adrostral

(1) saco nasal

Seguimos caráter 57 de Haas (2003). Todas as espécies de *Dendropsophus* analisadas possuem a inserção do m. *levator mandibulae lateralis* no saco nasal, assim como em *Pseudis minuta*

(Fig. 26). Haas (2003) observou o caráter 0 em *D. ebbtractus*, assim como os grupos externos aqui analisados (exceto *Pseudis*). Haas (2003) sugere que a inserção no saco nasal pode proporcionar uma dilatação do saco nasal.

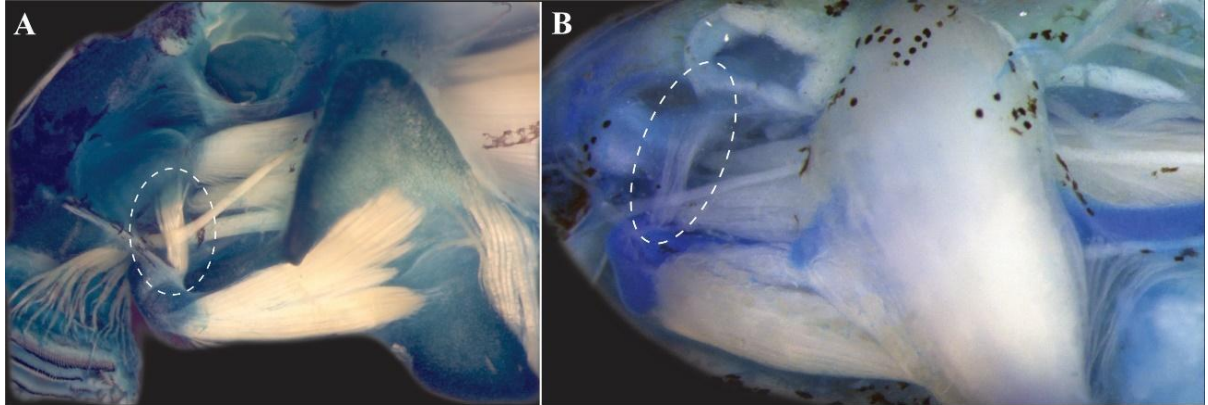


Figura 26. Músculo *levator mandibulae lateralis* inserido tecido conectivo próximo ao processo posterodorsal da suprarostral em *Trachycephalus typhonius* (A) e inserido no saco nasal em *Dendropsophus oliveirai* (B). Imagens sem escala.

Condrocrânio

93- Processo ótico

(0) ausente

(1) presente

Seguimos caráter 45 de Pezzuti et al. (2017). Estado 0 foi codificado quando o processo não era completamente fusionado. Em Dendropsophini, apenas *Dendropsophus anceps* e *D. nekronastes* não possuem o processo ótico. O estabelecimento desse caráter pode ser dificultoso, já que a estrutura é pouco condrificada na tribo.

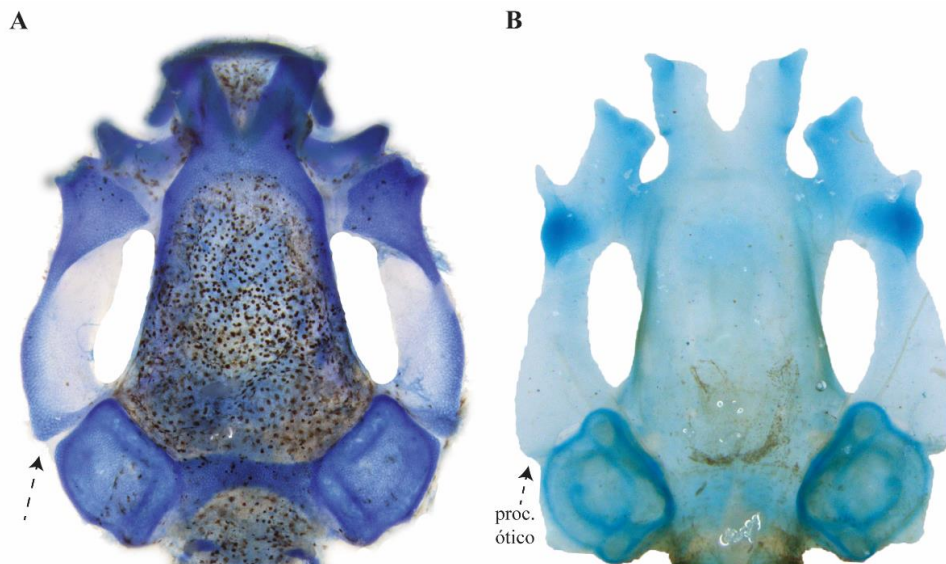


Figura 27. Processo ótico ausente em *Phyllodytes luteolus* (A) e presente em *Dendropsophus padreluna* (B). Imagens sem escala.

94- *Suspensorium* em vista lateral

(0) baixo

(1) intermediário

Adaptado de caráter 71 de Haas (2003). *Suspensorium* é o processo de inserção de palatoquadrado ascendente à cartilagem orbital. Haas (2003) seguiu a definição de Sokol (1981). Se o processo do palatoquadrado ascendente insere no nível do forame oculomotório, o estado é intermediário (1), se a inserção está na base da cartilagem orbital, o estado é baixo (0). O *suspensorium* baixo foi recuperado como sinapomorfia de Scinaxini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini.

95- Expansão da margem posterior da barra subocular

(0) ausente

(1) presente

Muitas espécies de *Dendropsophus* (e.g., *D. minutus*) possuem a margem posterior da barra subocular irregular com uma expansão pouco condrificada (Fig. 28). Em algumas espécies formam-se processos irregulares (e.g., grupo *D. parviceps* e *D. microcephalus*) e em outras processos mais definidos (e.g., *Sphaenorhynchus prasinus*, *D. ruschii* e grupo *D. decipiens*; Fig. 29B). Devido à dificuldade de caracterizar esses processos em Dendropsophini, codificamos apenas a margem irregular. Processos laterais são encontrados em outros girinos nectônicos, como em Phyllomedusidae, que possuem três processos laterais bem definidos como sinapomorfia do grupo (Haas 2003). Em Pseudini, a margem é irregular na porção medial da barra subocular (Vera-Candioti 2007), como visto aqui em *Pseudis minuta*.

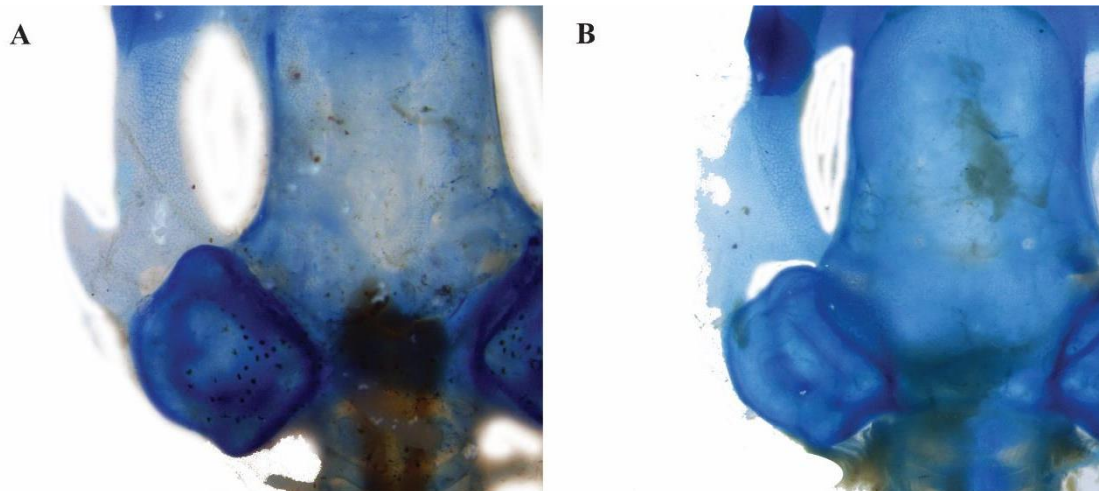


Figura 28. Expansão da margem posterior da barra subocular em *Dendropsophus columbianus* (A) e *D. decipiens* (B). Imagens sem escala.

96- Largura da porção posterior da barra subocular

(0) similar à porção posterior

(1) estreita à porção posterior

Apenas no grupo *Dendropsophus leucophyllatus* há um afilamento na porção posterior da barra subocular em relação à porção anterior (Fig. 29A).

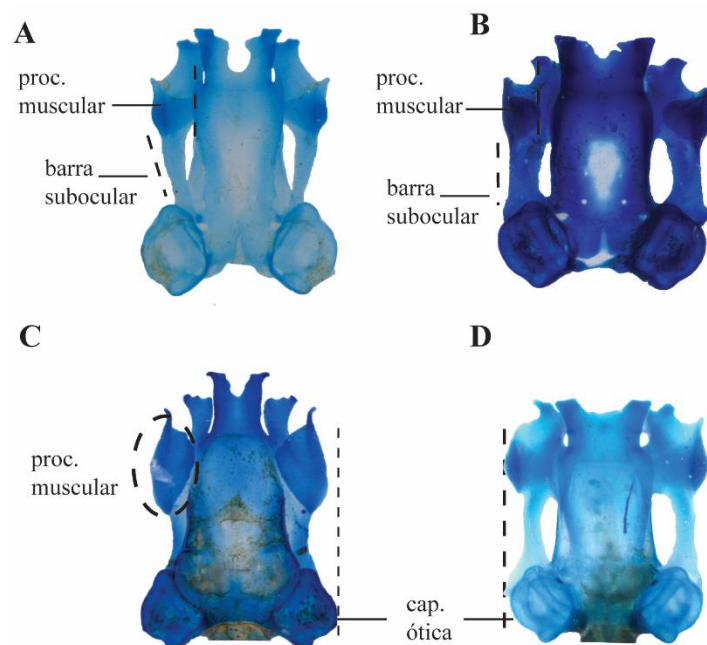


Figura 29. Variações do condrocrânio em Dendropsophini. Barra subocular estreita à porção posterior e processo muscular próximo à lâmina orbitonasal em *Dendropsophus elegans* (A); barra subocular similar à porção posterior e processo muscular distante à lâmina orbitonasal em *D. ruschii* (B); processo muscular grande e palatoquadrado no nível do processo muscular não ultrapassando o limite da margem lateral da capsula ótica em *D. bipunctatus* (C);

palatoquadrado no nível do processo muscular ultrapassando o limite da margem lateral da capsula ótica em *D. novaisi* (D). Imagens sem escala.

97- Processo pseudopterygoideus

(0) ausente

(1) presente

Adaptado de caráter 77 de Haas (2003). Aqui só foi visto em *Pseudis fusca*. Está presente na maioria dos Cophomantini (Pezzuti et al. 2017).

98- Inclinação da margem externa da barra subocular em vista lateral

(0) horizontal

(1) inclinada ventralmente

Adaptado de caráter 82 de Haas (2003). O estado 1 é presente apenas nos grupos externos, *Trachycephalus typhoni*, *Scinax feioi*, *Sphaenorhynchus prasinus*. Em Dendropsophini, Pseudini e *Phyllodytes* o caráter 0 evoluiu de forma independente.

99- Formato do processo muscular em vista lateral

(0) triangular

(1) quadrangular

Quando o processo muscular possui a extremidade estreita que a base, foi codificado estado 0. Quando a extremidade é similar a largura da base, foi codificado estado 1 (Fig. 30). Em Dendropsophini, há uma variação contínua do processo muscular em formato triangular, sendo que em alguns grupos o processo é mais estreito (*e.g.*, *Dendropsophus molitor* e *D. minutus*), mais largo (*e.g.*, grupo *D. marmoratus*) ou mais alto (*e.g.*, grupo *D. leucophyllatus*). O formato quadrangular (caracterizado por Vera-Candioti 2007) foi observado apenas no grupo *D. microcephalus*, que possivelmente tem relação com a robustez do músculo *orbitohyoideus*, o músculo mais desenvolvido nas espécies do grupo.

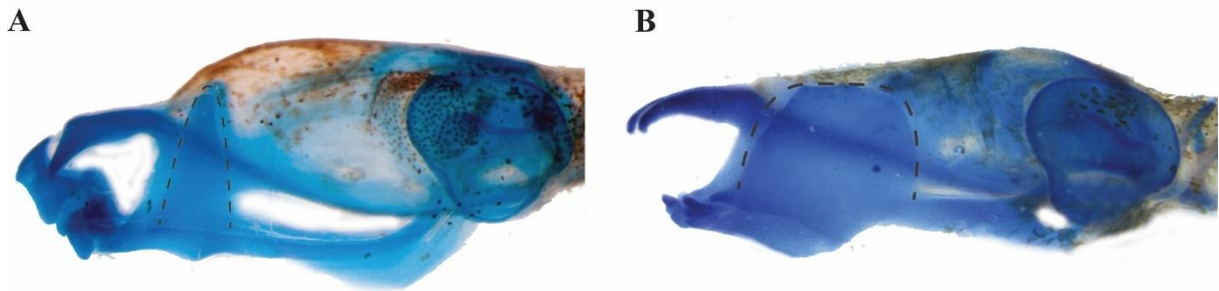


Figura 30. Processo muscular em formato elíptico em *Dendropsophus minutus* (A) e quadrangular em *D. bipunctatus* (B). Imagens sem escala.

100- Tamanho relativo do processo muscular

(0) pequeno

(1) grande

O estado 0 foi codificado quando a largura do processo muscular, medido longitudinalmente em vista dorsal, era 5 ou 6 vezes menor do que o comprimento do condrocrânio; o estado 1, quando era 4 vezes menor. O processo muscular grande é sinapomorfia do grupo *Dendropsophus microcephalus*, no qual é possível notar o avanço da estrutura no processo articular do palatoquadrado além do nível da margem fundida (Fig. 29C).

101- Processo triangular na margem anterior do processo muscular

(0) ausente

(1) presente

Adaptado de caráter 80 de Haas (2003). Este caráter foi reportado para *Dendropsophus nanus*, *D. microcephalus*, *D. decipiens* e *Xenohyla truncata* (Vera-Candioti 2007; Dias et al. 2019; Dias et al. 2022; Fig. 31). Dias et al. (2022) sugeriram a estrutura como sinapomorfia de Dendropsophini. Aqui, relatamos a presença da estrutura em *Sphaenorynchus* e *Pseudis* e sugerimos que seja sinapomorfia de Pseudini + Sphaenorynchini + Dendropsophini. Por falta de dados de *Scarthyla* e *Gabohyla*, o caráter se mostrou ambíguo no ancestral do clado das três tribos. Haas (2003; Fig. 16) observou uma projeção conspícua na base ântero-lateral do processo muscular de algumas espécies, como em larvas suctorais (Pelodyrinae).

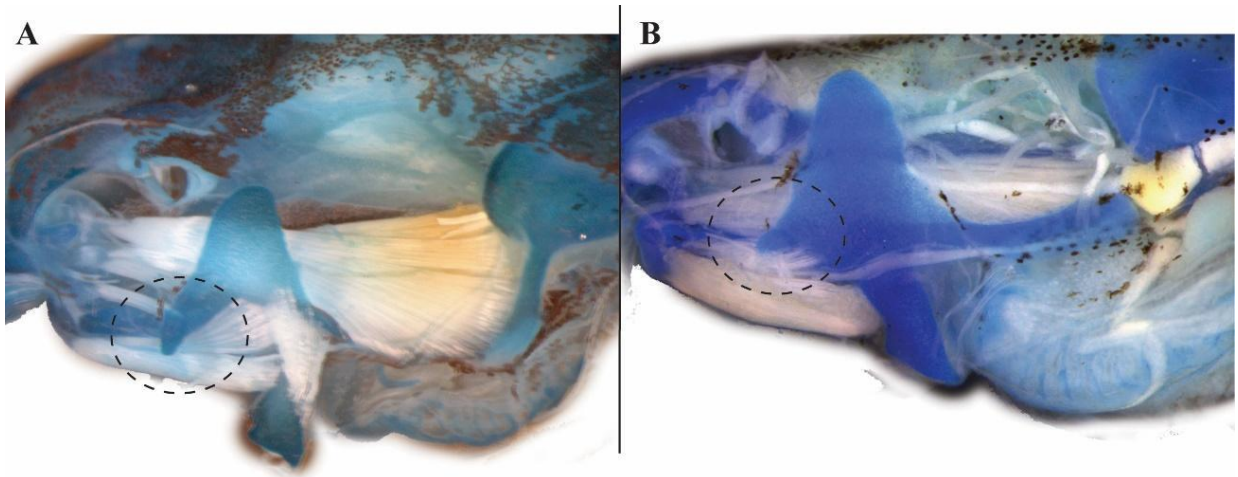


Figura 31. Processo triangular na margem anterior do processo muscular em *Sphaenorhynchus prasinus* (A) e *Dendropsophus oliveirai* (B). Imagens sem escala.

102- Proximidade do processo muscular à lâmina orbitonasal

- (0) distante
- (1) próximo

Adaptado de caráter 60 de Pezzuti et al. (2017). Assim como os autores explicam, o processo muscular varia na proximidade em relação à capsula cerebral pela largura do palatoquadrado e pela inclinação e curvatura do processo muscular (Fig. 29). O estado 1 foi codificado quando a margem dorsal do processo muscular encostava na lâmina orbitonasal (e.g., grupos *Dendropsophus minutus*, *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus*, *D. microcephalus*).

103- Largura do palatoquadrado no nível do processo muscular

- (0) não ultrapassa o limite da margem lateral da capsula ótica
- (1) ultrapassa o limite da margem lateral da capsula ótica

Para codificar esse caráter foi feito uma linha longitudinal em vista dorsal na margem lateral da capsula ótica (Fig. 29C-D).

104- Expansão da porção anterior do processo articular

- (0) ausente
- (1) presente

Adaptado de caráter 62 de Pezzuti et al. (2017). Como primeira aproximação, consideramos presente quando há uma diferenciação da margem lateral do processo articular (i.e., *Dendropsophus* e *Pseudis*; Fig. 32). Quando ausente, a margem do processo articular é contínua

(e.g., *Trachycephalus*, *Phyllodytes*, *Sphaenorhynchus*). Há uma variação contínua de desenvolvimento no formato do processo articular do palatoquadrado, decorrente de uma expansão da porção anterior. Essa variação não pôde ser quantificada, mas há uma notável diferenciação que poderá ser melhor investigada em uma análise morfométrica. Em *Dendropsophus*, essa expansão é mais desenvolvida nos grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus*. O processo articular do palatoquadrado possui ligação com o processo retroarticular da cartilagem de Meckel. Dessa forma, possivelmente essa expansão promove uma maior sustentação à movimentação da mandíbula e das inserções de músculos mandibulares (i.e., *suspensorioangularis*, *quadratoangularis*, *hyoangularis*).

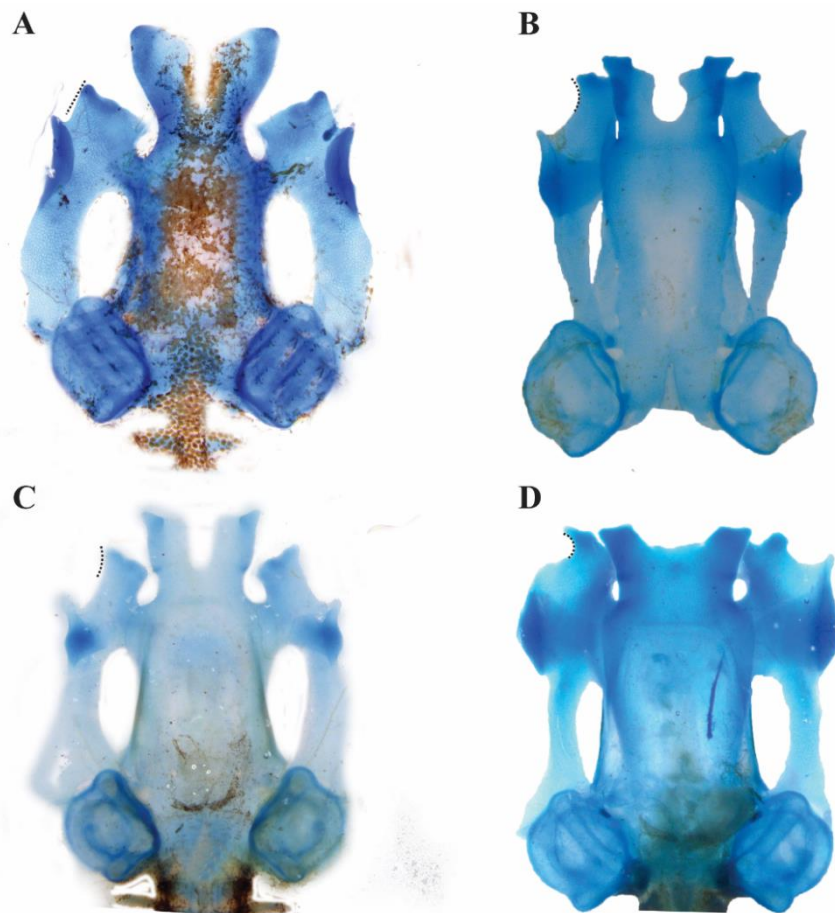


Figura 32. Variação no processo articular e nos cornos trabeculares em *Dendropsophini*. Expansão da porção anterior do processo articular ausente, cornos trabeculares longos e livres em *Scinax feioi* (A); expansão da porção anterior do processo articular presente, cornos trabeculares afilados na extremidade em *Dendropsophus elegans* (B); expansão da porção anterior do processo articular presente, cornos trabeculares com porção interna pouco condrificada em *D. padreluna* (C); expansão da porção anterior do processo articular presente, cornos trabeculares curtos e fusionados em *D. novaisi* (D). Imagens sem escala.

105- Extensão dos cornos trabeculares

(0) curta

(1) longa

Consideramos os cornos trabeculares curtos quando a extremidade distal se localiza ao nível da extremidade do processo articular do palatoquadrado em vista dorsal (somente grupo *Dendropsophus marmoratus*; Fig. 32); longos quando a extremidade distal se localiza anteriormente à extremidade do processo articular. Diferente de Vera-Candioti (2007), recuperamos os cornos trabeculares como longos em no grupo *Dendropsophus microcephalus* ao analisarmos comparativamente toda tribo.

106- Conexão entre os cornos trabeculares

(0) livres

(1) fusionados

Consideramos cornos trabeculares fusionados quando mais de 50% de sua extensão possui conexão sincondrótica, como nos grupos *Dendropsophus marmoratus* e *D. microcephalus* (Fig. 32). Interessante notar que apesar dos grupos convergirem em relação a essa característica, no grupo *D. marmoratus* houve uma redução dos cornos trabeculares (caráter anterior).

107- Largura da extremidade dos cornos trabeculares

(0) paralelo

(1) afilado

Há um afilamento na extensão dos cornos trabeculares nos grupos *Dendropsophus parviceps* e *D. leucophyllatus* (Fig. 32). Consideramos o estado 1 quando a extremidade do corno trabecular é mais estreito em relação à base.

108- Condrificação dos cornos trabeculares

(0) porção interna condrificada

(1) porção interna pouco condrificada

Os cornos trabeculares com a porção medial pouco condrificada é uma característica encontrada em muitas espécies de Dendropsophini, exceto nos grupos de *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus* (Fig. 32).

109- Articulação entre o corpo e ala da suprarostrál

(0) fusionado

(1) separado

Adaptado de caráter 86 de Haas (2003; Fig. 33).

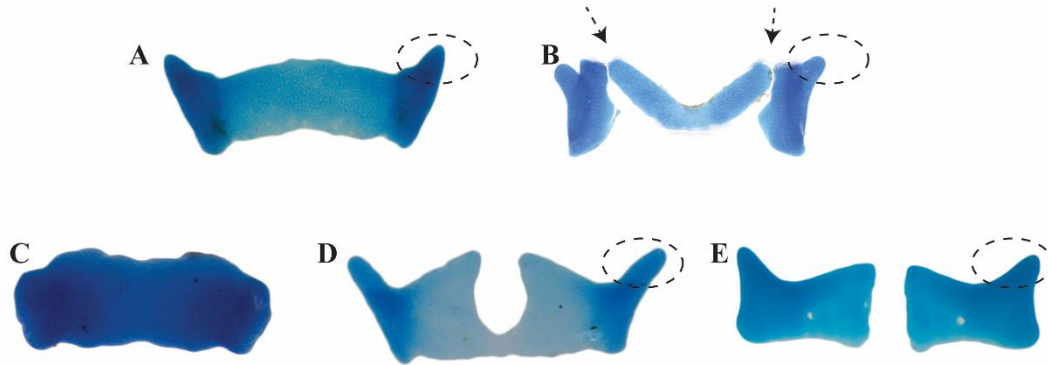


Figura 33. Variação da supraorbital em Dendropsophini. Supraorbital com corpo e a ala fusionadas e processo posterodorsal presente em *D. decipiens* (A); supraorbital com corpo e ala separadas e processo posterodorsal presente em *S. feioi* (B); supraorbital com corpo completamente fusionado e processo posterodorsal ausente em *D. branneri* (C), supraorbital com corpo conectado medialmente em *D. anceps* (D) e supraorbital com corpo separado medialmente em *D. minutus* (E). Imagens sem escala.

110- Corpo da supraorbital

- (0) completamente fusionado
- (1) conectado medialmente
- (2) separado medialmente

Adaptado de caráter 87 de Haas (2003). Em Dendropsophini, a maioria das espécies possuem o corpo da supraorbital fusionado (e.g., *Dendropsophus ruschii*), sendo que no grupo *D. marmoratus* é conectado medialmente e nos grupos *D. minutus* e *D. leucophyllatus* é livre (exceto em *D. anceps*, que possui conexão medial; Fig. 33). O estado 2 não é encontrado em nenhum outro grupo externo. Consideramos os estados como ordenados.

111- Processo posterodorsal da ala da supraorbital

- (0) ausente
- (1) presente

Adaptado de caráter 83 de Haas (2003), já que o grupo *Dendropsophus microcephalus* não possui o processo posterodorsal da ala da supraorbital (Fig. 33). A supraorbital é presente em formato de um corpo único sem expansão.

112- Basihyal livre

(0) ausente

(1) presente

Adaptado de caráter 105 de Haas (2003). Para detectar a presença da cartilagem, o autor utilizou cortes histológicos como recurso. Aqui verificamos a presença e ausência a partir da visibilidade em lupa com processo de diafanização (Fig. 34), assim como Dias et al. (2018).

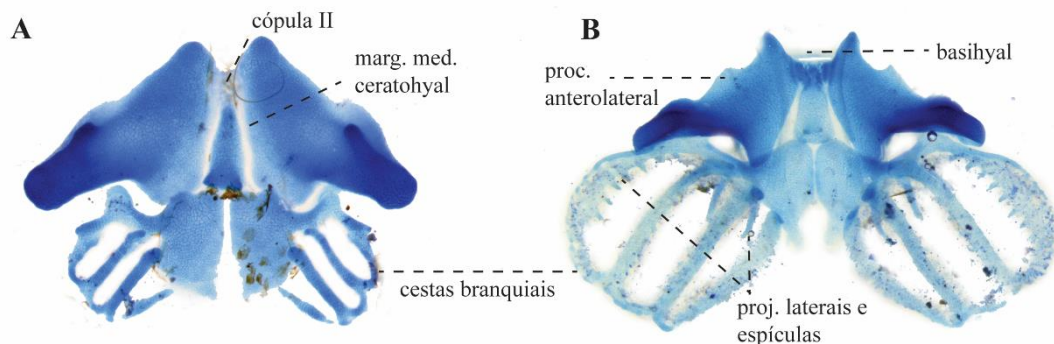


Figura 34. Variação do hiobranquial em Dendropsophini. Articulação da cópula II indistinta ao ceratohyal, margem medial do ceratohyal paralela e cestas branquiais reduzidas em *Dendropsophus bipunctatus* (A); basihyal livre presente, processo anterolateral desenvolvido, cestas branquiais desenvolvidas, espículas e projeções laterais presentes em *D. decipiens* (B). Imagens sem escala.

113- Articulação da cópula II ao ceratohyal

(0) distinto

(1) indistinto

Na maioria das espécies a cópula II é bem delimitada, mas em alguns grupos não há uma articulação distinta (e.g., *Dendropsophus parviceps*, *D. leucophyllatus*), parecendo ser contínuo ao ceratohyal (Fig. 34). Para o grupo *D. microcephalus* já foi descrito como vestigial em *D. nanus* e *D. microcephalus* (Vera-Candioti 2007). Em algumas espécies não é possível localizar a cópula II, como em *D. bipunctatus* e *D. jimi*, possivelmente pelo baixo nível de tecido condrificado na região.

114- Orientação das margens mediais do ceratohyal

(0) inclinada

(1) paralela

Em geral, as espécies de Dendropsophini possuem a margem medial do ceratohyal inclinada. Apenas o grupo *Dendropsophus microcephalus* possui as margens paralelas (Fig. 34).

115- Tamanho das cestas branquiais

- (0) reduzida
- (1) média
- (2) desenvolvida

Nas espécies com o estado 0, as cestas branquiais são menores que a placa do ceratohyal (*i.e.*, grupo *Dendropsophus microcephalus*; Fig. 34). No estado 1, as cestas ainda são reduzidas e são do nível da largura da placa do ceratohyal. Já no estado 2, as cestas são desenvolvidas, maiores que a largura do ceratohyal, sendo o estado o mais comum encontrado em girinos. No grupo *D. leucophyllatus*, as cestas branquiais ultrapassam um pouco o nível do ceratohyal, mas isso se deve a orientação mais ventral da estrutura em relação aos outros grupos.

116- Espículas

- (0) ausentes
- (1) presentes

Adaptado de caráter 112 de Haas (2003). Aqui, codificamos os caracteres apenas em relação a presença e ausência, sem mencionar o tamanho, já que muitas espécies de *Dendropsophus* não possuem espículas (*e.g.*, grupo *Dendropsophus microcephalus*; Fig. 34). Haas (2003) registrou a ausência de espículas em outras espécies carnívoras, como *Lepidobatrachus laevis* e *Ceratophrys ornata*. Demonstrando uma possível relação das espículas com hábitos herbívoros e/ou onívoros.

117- Projeções laterais nos ceratobranquiais

- (0) ausentes
- (1) presentes

Em comparação ao grupo externo, as projeções laterais nos ceratobranquiais são reduzidas de uma forma geral no gênero *Dendropsophus* (Fig. 34), sendo geralmente reduzidas ao ceratobranquial I (*e.g.*, *D. minutus*, *D. marmoratus*) e ausentes no grupo *D. microcephalus* (Fig. 33). As projeções possuem relação com o hábito de filtração, refletindo a redução ou ausência delas no gênero.

118- Processo anterolateral do ceratohyal

(0) reduzido

(1) desenvolvido

O processo anterolateral é reduzido no grupo *D. microcephalus* e *D. marmoratus* (exceto *D. nahdereri*; Fig. 34).

RESULTADOS

A otimização dos 118 caracteres larvais propostos sobre a hipótese de relacionamento mais parcimoniosa de Orrico et al. (2021) resultou em 475 passos, com 40 sinapomorfias não homoplásticas, 82 sinapomorfias homoplásticas, 10 autapomorfias não homoplásticas e 152 autapomorfias homoplásticas. Encontramos diversas novas sinapomorfias putativas fenotípicas larvais para Dendropsophini e clados internos, caracterizadas a seguir (Fig. 35).

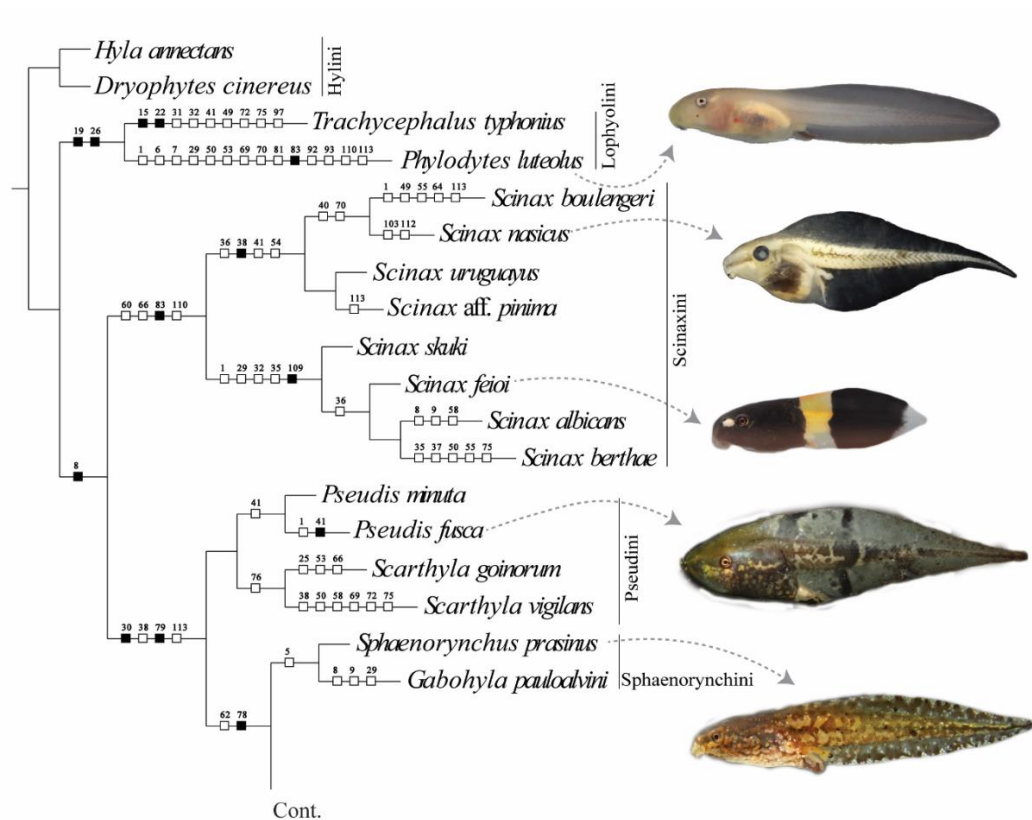


Figura 35. Otimização dos 118 caracteres discretos na árvore de Dendropsophini obtida através de evidencia total em Orrico et al. (2021). Quadrados escuros indicam sinapomorfias não homoplásticas e quadrados claros sinapomorfias homoplásticas. Fotos: Tiago Pezzuti (*Phyllodytes luteolus*, *Scinax feioi*, *Pseudis fusca*), Santos, T.G (2022, Girinos do Pampa; *Scinax nasicus*), (Edvaldo Moreira da Silva Neto (*Sphaenorhynchus prasinus*)).

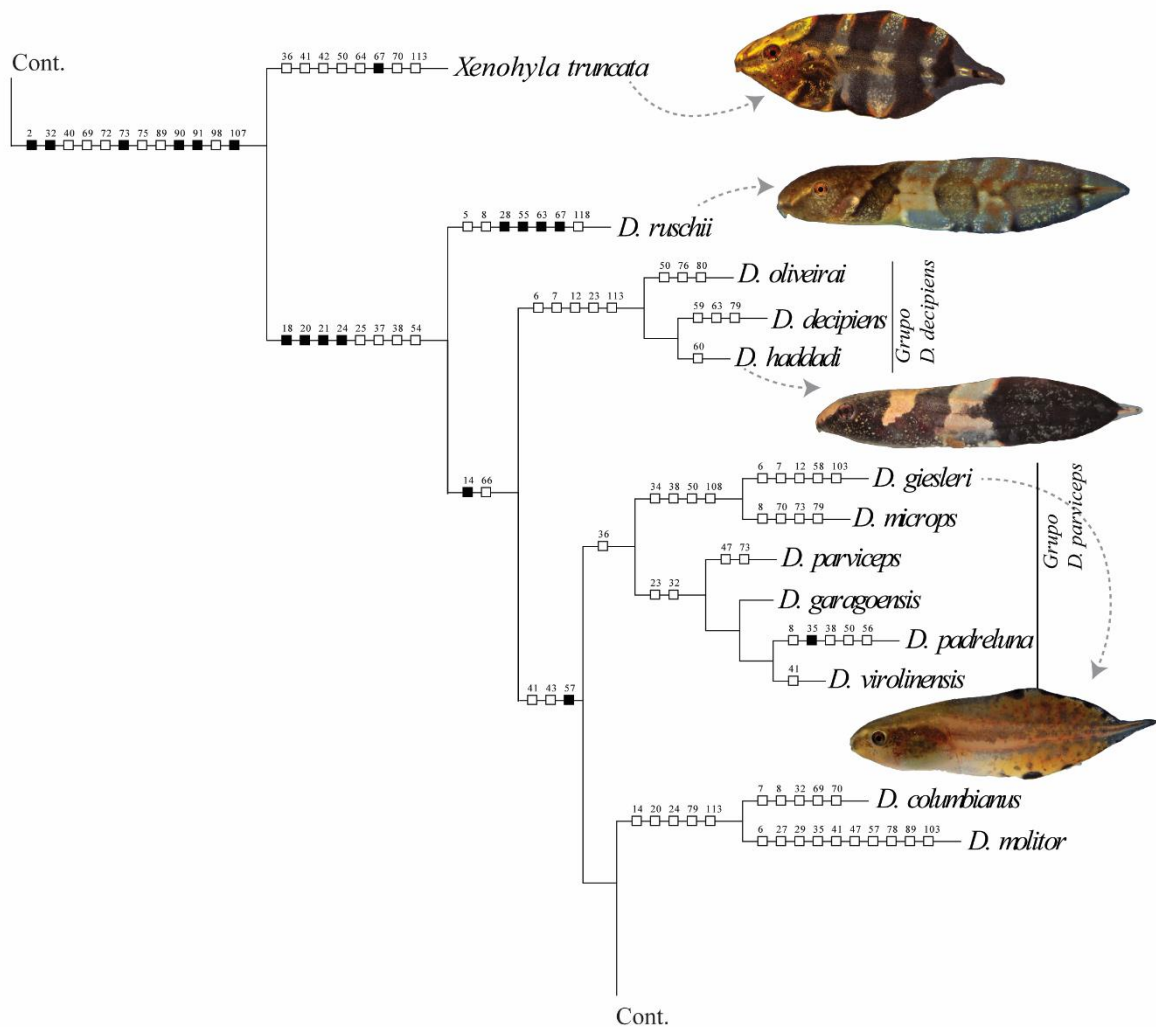


Figura 35. Otimização dos 118 caracteres discretos na árvore de Dendropsophini obtida através de evidencia total em Orrico et al. (2021). Quadrados escuros indicam sinapomorfias não homoplásticas e quadrados claros sinapomorfias homoplásticas. Fotos: Tiago Pezzuti.

Evolução dos caracteres larvais em Dendropsophini e grupos relacionados

Dendropsophini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** lábio anterior incompleto (car 2:0); **2)** narinas no terço anterior do focinho (car 32:0); **3)** projeções secundárias longas nas papilas laterais aos bolsos bucais (car 73:1); **4)** inserção do m. *suspensorioangularis* na região ventral do processo muscular (car 90:1); **5)** m. *mandibulolabialis* com desenvolvimento restrito a lateral do lábio anterior (car 91:0); **6)** porção interna dos cornos trabeculares pouco condrificada (car 107:1).

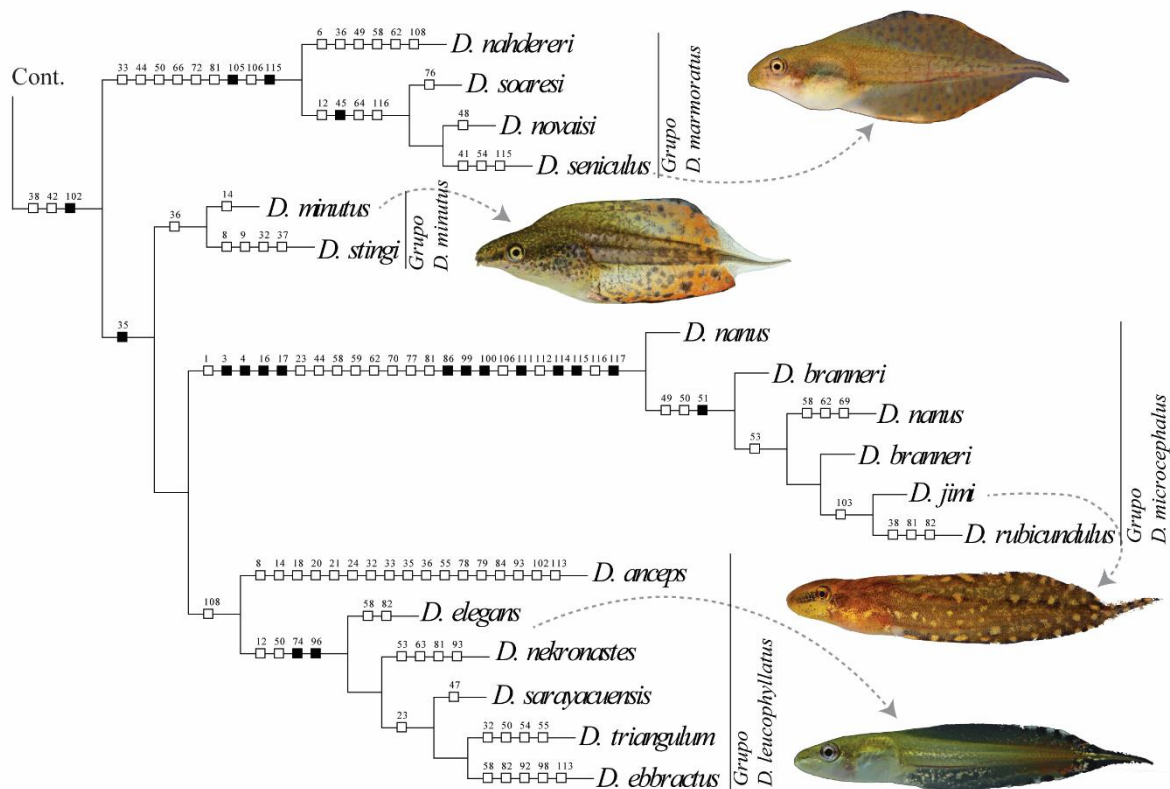


Figura 35. Otimização dos 118 caracteres discretos na árvore de Dendropsophini obtida através de evidencia total em Orrico et al. (2021). Quadrados escuros indicam sinapomorfias não homoplásticas e quadrados claros sinapomorfias homoplásticas. Fotos: Tiago Pezzuti.

Sinapomorfias homoplásticas: abertura do tubo ventral acima da margem ventral no plano ventral (car 40:0), presença de projeções pareadas na região posterior do broto lingual (car 69:0), projeções na região lateral aos bolsos bucais em formato de leque (car 72:1), papilas laterais aos bolsos bucais pareadas (car 75:0), *m. hyoangularis* robusto em vista ventral (car 89:1), margem externa da barra subocular horizontal em vista lateral (car 98:0).

Xenohyla Izecksohn, 1998

Xenohyla truncata

Autapomorfias: 1) presença de uma papila lingual curta, tipo pústula (car 67:0).
Autapomorfias homoplásticas: tipo do formato do corpo deprimido (car 36:1); inserção da nadadeira dorsal no terço mediano do corpo (car 41:1), inserção da nadadeira ventral anteriormente ao nível do tubo ventral (car 42:0), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), ausência do par lateral de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 64:0), ausência de papilas pré bolsos bucais (car 70:0), articulação indistinta da copula II ao ceratohyal (car 113:1).

Dendropsophus Fitzinger, 1843

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** ausência de *ridge* na P3 (car 18:0); **2)** ausência de dentículos na fileira A1 (car 20:0); **3)** ausência de dentículos na fileira A2 (car 21:0); **4)** ausência de dentículos na fileira P2 (car 24:0). Sinapomorfias homoplásticas: ausência de fileira de dentículos na P3 (car 25:0), formato do focinho truncado em vista dorsal (car 37:2) formato do focinho arredondado em vista lateral (car 38:0), papila lateral da crista medial desenvolvida (car 54:1).

Grupo *Dendropsophus ruschii*

Dendropsophus ruschii

Autapomorfias: **1)** bico córneo anterior com serrilhados grandes e pouco numerosos (car 28:1); **2)** papila lateral à crista medial em formato de mão (car 55:2); **3)** par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostral em formato de mão (car 63:2); **4)** papila lingual longa (car 67:2). Autapomorfias homoplásticas: papilas marginais irregulares (car 5:1), múltiplas fileiras de papilas marginais posteriores no disco oral (car 8:2), processo anterolateral do ceratohyal reduzido (car 118:0).

Clado *D. decipiens* + *D. parviceps* + *D. columbianus* + *D. molitor* + *D. marmoratus* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*

Sinapomorfia putativa não homoplástica: **1)** ausência de *ridge* na A2 (car 14:0). Sinapomorfia homoplástica: ausência de papila lingual (car 66:0).

Grupo *Dendropsophus decipiens*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias não homoplásticas para o grupo. Sinapomorfias homoplásticas: papilas marginais posteriores e laterais contínuas no disco oral (car 6:0 e 7:0), presença de gap posterolateral de papilas marginais (car 12:1), ausência de fileira de dentículos (car 23:0), articulação distinta da copula II ao ceratohyal (car 113:1).

Comentários sobre as espécies: Em *D. oliveirai* as papilas pós-nasal são ausentes (car 50:0), ausência de pústulas na arena do assoalho bucal (car 76:0), intestino curto (car 80:0). Em *D. decipiens* há zona glandular do teto bucal indistinguível (car 59:0), formato cônico do par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 63:0), ponto de inflexão do tubo

intestinal no centro do abdômen (car 79:0). Em *D. haddadi* projeções infralabiais no nível da mandíbula posterior são ausentes (car 60:0).

Clado *D. parviceps* + *D. columbianus* + *D. molitor* + *D. marmoratus* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: 1) presença de um par de papilas delimitando o teto da cavidade bucal (car 57:0). Sinapomorfias homoplásticas: inserção da nadadeira dorsal no terço mediano do corpo (car 41:1), ausência de listras escuras transversais na cauda (car 43:0).

Grupo *Dendropsophus parviceps*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias não homoplásticas para o grupo. Sinapomorfia homoplástica: tipo do formato do corpo comprimido (car 36:1).

Comentários sobre as espécies: No clado que reúne *D. microps* + *D. giesleri* há cinco sinapomorfias homoplásticas: parede interna do espiráculo ausente (car 34:0), formato do focinho inclinado em vista lateral (38:1), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), extremidade afilada dos cornos trabeculares (car 108:1). Entre as espécies *D. giesleri* e *D. microps* há nove caracteres que as diferem. Em *D. giesleri* as papilas marginais posteriores e laterais do disco oral são contínuas (car 6:1 e 7:1), presença de gap posterolateral de papilas marginais (car 12:1), ausência de pustulações da arena do teto bucal (car 58:0), largura do palatoquadrado no nível do processo muscular ultrapassa o limite da margem lateral da cápsula ótica (car 103:1). Em *D. microps* há duas fileiras de papilas marginais posteriores (car 8:1), ausência das papilas pré bolsos bucais (car 70:0), projeções secundárias curtas nas papilas laterais aos bolsos bucais (car 73:0), ponto de inflexão do tubo intestinal no centro do abdômen (car 79:0). No clado *D. parviceps* + clado *D. garagoensis* há duas sinapomorfias homoplásticas: ausência de fileira de denticulos na P1 (car 23:0) e narinas posicionadas no terço mediano do focinho (car 32:1). Em *D. parviceps* as projeções na margem anterior da narina interna são ausentes (car 47:0) e papila lateral da crista medial reduzida (car 73:0). Em *D. padreluna* há duas fileiras de papilas marginais posteriores no disco oral (car 8:1), o corpo é ovóide em vista dorsal (autapomorfia não homoplástica; car 35:2), ausência de papilas pós-nasal (car 38:1), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), ausência de papilas delimitando a arena do teto bucal (car 56:0). Em *D. virolinesis* a inserção da nadadeira dorsal é localizada no terço posterior do corpo (car 41:2).

Grupo irmão *D. columbianus* + *D. molitor*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias não homoplásticas. Sinapomorfias homoplásticas: presença de *ridge* na A2 (car 14:1), fileira de denticulos na A1 (car 20:1), fileira de denticulos na P2 (car 24:1), ponto de inflexão do tubo intestinal no centro do abdômen (car 79:0), articulação distinta da copula II ao ceratohyal (car 113:1).

Grupo *Dendropsophus columbianus*

Dendropsophus columbianus

Autapomorfia: Não foram encontradas autapomorfias para a espécie.

Comentários: Sinapomorfias homoplásticas: papilas marginais laterais do disco oral contínuas (car 7:0), duas fileiras de papilas marginais posteriores no disco oral (car 8:1), narinas posicionadas no terço mediano no focinho (car 32:1), ausência de projeções pareadas na região posterior do broto lingual (car 69:0), ausência de papilas pré bolsos bucais (car 70:0).

Grupo *Dendropsophus molitor*

Dendropsophus molitor

Autapomorfia: Não foram encontradas autapomorfias não homoplásticas para a espécie, mas encontramos estados de caracteres únicos em *Dendropsophini*, que sugerimos como autapomorfias a seguir.

Comentários: Autapomorfias: bico córneo anterior em formato M (car 27:0), olhos dorsais (car 29:0), formato do corpo arredondado em vista dorsal (car 35:0), m. *hyoangularis* delgado (car 89:0). Sinapomorfias homoplásticas: papilas marginais posteriores contínuas no lábio posterior do disco oral (car 6:0), inserção da nadadeira dorsal no terço mediano do corpo (car 41:2), ausência de projeções na margem anterior da narina interna (car 47:0), dois pares de papilas delimitando a arena do teto bucal (car 57:1), cápsula nasal curta (car 78:0), palatoquadrado no nível do processo muscular não ultrapassa o limite da margem lateral da cápsula ótica (car 103:1).

Clado *D. marmoratus* + *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*

Sinapomorfia putativa não homoplástica: 1) processo muscular próximo do teto do condrocânio (car 102:1). Sinapomorfias homoplásticas: formato do focinho inclinado em vista lateral (car 38:1), inserção da nadadeira ventral anterior ao nível do tubo ventral (car 42:0).

Grupo *Dendropsophus marmoratus*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: 1) cornos trabeculares curtos (car 105:0); 2) cestas branquiais reduzidas (car 115:1). Sinapomorfias homoplásticas: direção posterior do espiráculo (car 33:0), ausência de pústulas na área pré-narina (44:0), ausência de papilas pós narina (car 50:0), presença de papila lingual (car 66:1), formato cônico das papilas laterais aos bolsos bucais (car 72:0), *rectus abdominis* alcança o nível da cesta branquial (car 81:1), cornos trabeculares fusionados (car 106:1).

Comentários sobre clados internos e espécies: Em *D. nahdereri* há seis caracteres que a diferem das outras espécies analisadas do grupo: papilas marginais posteriores contínuas no lábio posterior do disco oral (car 6:0), tipo do formato do corpo globular-deprimido (car 36:0/1), ausência de pústulas pós-nasal (car 49:0), ausência de pustulações da arena do teto bucal (car 58:0), ausência do par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 62:0), extremidade afilada dos cornos trabeculares (car 108:1). No clado das espécies *D. soareis* + *D. novaisi* + *D. seniculus* há uma sinapomorfia não homoplástica: botão queratinizado na área pré-narina (car 45:1), e três sinapomorfias homoplásticas: presença de gap posterolateral de papilas marginais (car 12:1), presença de par lateral de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 64:0), ausência de espículas (car 116:0). Há quatro caracteres que diferem as espécies. Em *D. soaresi* as pústulas na arena do assoalho bucal são ausentes (car 76:0). Em *D. novaisi* há uma válvula na margem posterior da narina interna (car 48:1). *D. seniculus* possui inserção da nadadeira dorsal do terço mediano do corpo (car 41:2), ausência de papila lateral da crista medial (car 54:1), cestas brânquias médias (car 115:2).

Clado *D. minutus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: 1) formato-violino do corpo em vista dorsal (car 35:3).

Grupo *Dendropsophus minutus*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias não homoplásticas para o grupo. Sinapomorfia homoplástica: tipo do formato do corpo deprimido (car 36:1).

Comentários sobre as espécies: Há cinco diferenças entre as duas espécies analisadas. Em *Dendropsophus minutus* há o ridge A2 (car 14:1). Em *D. stingi* há duas fileiras de papilas

marginais posteriores e laterais no disco oral (car 8:1 e 9:1), as narinas estão localizadas no terço anterior do focinho (car 32:1), focinho arredondado em vista dorsal (car 37:0).

Grupo *Dendropsophus leucophyllatus*

Sinapomorfia putativa não homoplástica: Não foram encontradas sinapomorfias não homoplásticas para o grupo. Sinapomorfia homoplástica: extremidade dos corpos trabeculares afilados (car 108:1).

Comentários sobre clados internos e espécies: Em *D. anceps* há dezessete caracteres que a diferem das outras espécies analisadas do grupo: duas fileiras de papilas marginais posteriores no disco oral (car 8:1), presença de *ridge* A2 com fileira de dentículos A2 (car 14:1 e 21:1), presença de *ridge* P3 (car 18:1), fileira de dentículos A1 (car 20:1), fileira de dentículos P2 (car 24:1), narinas no terço mediano do focinho (car 32:1), direção posterior do espiráculo (car 33:0), formato do corpo elíptico em vista dorsal (35:1), tipo formato do corpo comprimido (car 36:1), pequenas ramificações na papila lateral da crista medial (car 55:1), cápsula nasal curta (car 78:0), ponto de inflexão do tubo intestinal no centro do abdômen (car 79:0), inserção do feixe de fibras ventrais do m. *subarcualis rectus I* ventrais ao nível do m. *subarcualis obliquus* (car 84:1), ausência do processo ótico (car 93:0), processo muscular distante à lâmina orbitonasal (car 102:0), articulação da copula II ao ceratohyal distinta (car 113:1). No clado que reúne as espécies *D. elegans* + *D. nekronastes* + *D. sarayacuensis* + *D. triangulum* + *D. ebbrectus* há duas sinapomorfias putativas não homoplásticas: base estreita das papilas laterais os bolsos bucais em formato de leque (car 74:0), porção posterior da barra subocular estreita em relação à posterior anterior (car 96:1). Sinapomorfias homoplásticas: presença de gap posterolateral de papilas marginais (car 12:1) e ausência de papilas pós narina (car 50:0). Há dezessete diferenças entre essas espécies. Em *D. elegans* as pustulações da arena do teto bucal são ausentes (car 58:0) e o m. *subarcualis rectus II-IV* é contínuo (car 82:0). Em *D. nekronastes* a papila lateral da crista medial é ausente (car 53:0), formato cônico do par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 63:0), m. *rectus abdominis* alcança o nível da cesta branquial (car 81:1), processo ótico ausente (car 93:0). No clado *D. sarayacuensis* + *D. triangulum* + *D. ebbrectus* os dentículos na P1 são ausentes (car 23:0). Em *D. sarayacuensis* as projeções na margem anterior da narina interna são ausentes (car 47:0). Em *D. triangulum* as narinas estão localizadas no terço mediano do focinho (car 32:1), presença de papilas pós narina (car 50:1), papila lateral da crista medial é grande com pequenas ramificações (car 54:1 e 55:1). Em *D. ebbrectus* as pustulações da arena do teto bucal são ausentes (car 58:0), fibras

do m. *m. subarcualis rectus II-IV* contínuo (car 82:0), inserção do m. *levator mandibulae lateralis* no tecido conectivo próximo ao processo posterodorsal da suprarostrai (car 92:0), margem externa da barra subocular inclinada (car 98:1), articulação distinta da copula II ao ceratohyal (car 113:1).

Grupo *Dendropsophus microcephalus*

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** presença de lábio protrátil (car 3:1); **2)** ausência de papilas marginais no disco oral (car 4:0); **3)** ausência de *ridge* P1 (car 16:0); **4)** ausência de *ridge* P2 (car 17:0); **5)** inserção do m. *interhyoideus* na região medial ventral do ceratohyal (car 86:1); **6)** processo muscular quadrangular (car 99:1); **7)** processo muscular grande (car 100:1); **8)** processo posterodorsal da ala da suprarostrai ausente (car 111:1); **9)** orientação paralela das margens mediais do ceratohyal (car 114:0); **10)** cestas branquiais reduzidas (car 115:1); **11)** ausência de projeções laterais nos ceratobranquiais (car 117:0). Sinapomorfias homoplásticas: disco oral anteroventral (car 1:1), ausência de fileiras de denticulos (car 23:0), ausência de ornamentações na área pré narina (car 44:0), ausência de pustulações da arena do teto bucal (car 58:0), zona glandular do teto bucal indistinguível (car 59:0), ausência do par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostrai (car 62:0), ausência de papilas pré bolsos bucais (car 70:0), zona glandular do assoalho da cavidade bucal indistinguível (car 77:0), *rectus abdominis* ultrapassa o nível da cesta branquial (car 81:2), conexão entre os cornos trabeculares fusionados (car 106:1), ausência de basihyal livre (car 112:0), ausência de espículas no ceratohyal (car 116:0).

Comentários sobre clados internos e espécies: O clado *D. bipunctatus* + *D. nanus* + *D. branneri* + *D. jimi* + *D. rubicundulus* há uma sinapomorfia não homoplástica: ausência da crista medial do teto bucal (car 51:0). Sinapomorfias homoplásticas: ausência de pústulas e papilas pós-nasal (car 49:0, 50:0). O clado *D. nanus* + *D. branneri* + *D. jimi* + *D. rubicundulus* compartilha a ausência de papila lateral da crista medial (car 53:0). Em *D. nanus* há postulações da arena do teto bucal (car 58:1), presença do par medial de papilas infralabiais ao nível da infrarostrai (car 62:1), ausência de projeções pareadas na região posterior do broto lingual (car 69:0). No clado *D. jimi* + *D. rubicundulus* a largura do palatoquadrado no nível do processo muscular ultrapassa o limite da margem lateral da cápsula ótica (car 103:1). Em *D. rubicundulus* o focinho é inclinado em vista lateral (car 38:1), *rectus abdominis* alcança o nível da cesta branquial (car 81:1) e *m. subarcualis rectus II-IV* é contínuo (82:1).

Grupo externo

Lophyohylini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** presença de *ridge* P4 (car 19:1); **2)** presença de fileira de dentículos na P4 (car 26:1).

Comentários sobre as espécies: Autapomorfia de *Trachycephalus typhonius*: **1)** presença de *ridge* e dentículos na A3 (car 15:1 e 22:1). Autapomorfias homoplásticas: narinas laterais (car 31:1), narinas no terço posterior no focinho (car 32:2), inserção da nadadeira dorsal no terço mediano do corpo (car 41:1), ausência de pústulas pós-nasal no teto da cavidade bucal (car 49:0), papila lateral aos bolsos bucais em par em formato de leque no teto da cavidade bucal (car 72:1 e 75:0), processo pseudopterygoideus presente (car 97:1). Autapomorfia de *Phyllodytes luteolus*: **1)** inserção do m. *subarcualis rectus II-IV* no ceratobranquial III (car 83:0). Autapomorfias homoplásticas: disco oral ventral (car 1:0), papilas marginais do lábio posterior e laterais contínuas (car 6:0 e 7:0), olhos dorsais (car 29:0), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), ausência de papila lateral da crista medial (car 53:0), presença de projeção pareadas no broto lingual (car 69:1), ausência de papilas pré-bucais (car 70:0), m. *rectus abdominis* alcançando a cesta branquial (car 81:2), inserção do m. *levator mandibulae lateralis* no saco nasal (car 92:1), processo ótico ausente (car 93:0), corpo da suprarostrálio completamente fusionado (car 110:0), articulação indistinta da copula II com o ceratohyal (car 113:0).

Clado Scinaxini + Pseudini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** uma fileira de papilas marginais posteriores no disco oral (car 8:0).

Scinaxini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1)** inserção do m. *subarcualis rectus II-IV* no ceratobranquial II (car 83:1). Sinapomorfias homoplásticas: ausência de projeções infralabiais no nível da mandíbula posterior (car 60:0), ausência de papila lingual (car 66:0), corpo da suprarostrálio completamente fusionado (car 110:0).

Comentários sobre os grupos de espécies: Para o grupo *Scinax catharinae* há uma sinapomorfia não homoplástica: articulação entre o corpo e ala da suprarostrálio separados (car 109:1; e quatro sinapomorfias homoplásticas: disco oral ventral (car 1:0), olhos dorsais (car 29:0), narinas no terço mediano do focinho (car 32:2), corpo arredondado em vista dorsal (car 35:0). No clado *S. feioi* + *S. albicans* + *S. berthae* há uma sinapomorfia homoplástica: formato do corpo globular em vista lateral (36:0). Em *S. albicans* há três autapomorfias homoplásticas:

duas fileiras de papilas marginais posteriores e laterais no disco oral (car 8:2 e 9:2), ausência de pustulações da arena do teto bucal (car 58:0). Em *S. berthae* há cinco autapomorfias homoplásticas: formato do corpo elíptico em vista dorsal (car 35:1), formato do focinho arredondado em vista dorsal (car 37:0), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), papila lateral da crista medial não ramificada (car 55:0), papilas laterais aos bolsos bucais pareadas (car 75:0). Para o clado *Scinax ruber* há uma sinapomorfia putativa não homoplástica: **1**) formato inclinado do focinho em vista lateral (car 38:2). Outras sinapomorfias homoplásticas: tipo do formato do corpo deprimido (car 36:1), inserção da nadadeira dorsal na porção mediana do corpo (car 41:1), papila lateral da crista medial desenvolvida (car 54:1). Para o grupo *Scinax ruber* há duas sinapomorfias homoplásticas: tubo ventral acima da margem ventral da nadadeira ventral (car 40:0), ausência de papilas pré bolsos bucais (car 70:0). Em *Scinax boulengeri* há sete autapomorfias homoplásticas: disco oral anterior (car 1:2), ausência de pústulas pós-nasal (car 49:0), papila lateral à crista medial não ramificada (car 55:0), ausência de par lateral de papilas infralabiais ao nível da infrarostral (car 64:0), articulação indistinta da copula II ao ceratohyal (car 113:0). Em *Scinax nasicus* há duas autapomorfias homoplásticas: palatoquadrado no nível do processo muscular não ultrapassa a cápsula ótica (car 103:0), basihyal livre presente (car 112:1).

Clado **Pseudini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini**

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: **1**) narinas elípticas (car 30:1); **2**) intestino deslocado do centro do abdômen (car 79:1). Outras sinapomorfias homoplásticas: formato do focinho inclinado em vista lateral (car 38:1), articulação indistinta da copula II ao ceratohyal (car 113:0).

Pseudini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias putativas para a tribo.

Comentários sobre os grupos de espécies: No clado *Pseudis* há uma sinapomorfia homoplástica: inserção da nadadeira dorsal no terço mediano do corpo (car 41:1). Autapomorfia não homoplástica em *P. fusca*: **1**) inserção da nadadeira dorsal no terço anterior do corpo (car 41:0). Autapomorfia homoplástica: disco oral anteroventral (car 1:2). No clado *Scarthyla* há uma sinapomorfia homoplástica: ausência de pústulas na arena do assoalho bucal (car 76:0). Em *S. goinorum* há três autapomorfias homoplásticas: ausência de fileiras de dentículos na P3 (car 25:0), ausência de papila lateral da crista medial (car 53:0), ausência de papila lingual (car

66:0). Em *S. vigilans* há seis autapomorfias homoplásticas: formato do focinho arredondado em vista lateral (car 38:0), ausência de papilas pós-nasal (car 50:0), ausência de pustulações da arena do teto bucal (car 58:0), presença de projeções pareadas na região posterior do broto lingual (car 69:1), formato das papilas laterais aos bolsos bucais em formato de leque (car 72:1), papilas laterais aos bolsos bucais pareadas (car 75:0).

Clado Sphaenorhynchini + Dendropsophini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: 1) capsula nasal alongada (car 78:1).

Sinapomorfias homoplásticas: presença de um par medial de papilas infralabiais (car 62:1).

Sphaenorhynchini

Sinapomorfias putativas não homoplásticas: Não foram encontradas sinapomorfias putativas não homoplásticas para a tribo. Sinapomorfia homoplástica: papilas marginais irregulares (car 5:1).

Comentários sobre as espécies: *Gabohyla pauloalvini* se diferencia de *Sphaenorhynchus prasinus* pela presença de duas fileiras de papilas marginais posteriores e laterais no disco oral (car 8:1 e 9:1) e olhos dorsais (car 29:0).

DISCUSSÃO

Importância dos caracteres larvais na sistemática de Dendropsophini

Recuperamos diversas sinapomorfias putativas para a tribo Dendropsophini e seus clados internos. Na filogenia mais inclusiva da tribo, Orrico et al. (2021) propuseram a classificação de nove grupos de espécies, dos quais cinco foram suportados por sinapomorfias fenotípicas (*i.e.*, *D. decipiens*, *D. parviceps*, *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus*, *D. microcephalus*). Os autores recuperaram três sinapomorfias exclusivas para a tribo, sendo que as demais sinapomorfias encontradas para este grupo e clados menos inclusivos apresentaram diversas instâncias de homoplasias. Assim, na hipótese de Orrico et al. (2021) não foram encontradas sinapomorfias fenotípicas exclusivas de *Dendropsophus* e seus grupos de espécies, tampouco para *Xenohyla*, gênero irmão de *Dendropsophus* (Orrico et al. 2021). Anteriormente em análises filogenéticas de Sphaenorhynchini, Araujo et al. (2019, 2020), utilizando uma amostragem mais restrita de Dendropsophini, já haviam registrado, respectivamente 13 e 14 sinapomorfias para o gênero *Dendropsophus*, incluindo caracteres morfológicos de adultos e larvas. Da mesma forma, a maior parte dos caracteres apresentaram instâncias de homoplasias, com exceção da presença de 30 cromossomos (car 192 em Araujo-Vieira et al. 2019, 2020), par dorsal do m.

sternohyoideus ausente (car 161 em Araujo et al. 2019) e fibras m. *petrohyoideus* anterior separadas em pacotes (car 157 em Araujo-Vieira et al. 2020), os quais foram exclusivos do gênero (Araujo-Vieira et al. 2019, 2020).

No presente estudo, encontramos uma combinação de caracteres homoplásticos e sinapomorfias putativas livres de homoplasias como suporte para diversos níveis de relacionamento na tribo Dendropsophini. Destaque para as sinapomorfias exclusivas da tribo, no gênero *Dendropsophus*, três grupos de espécies (*D. marmoratus*, *D. leucophyllatus*, *D. microcephalus*) e clados menos inclusivos (e.g., *D. soaresi* + *D. novaisi* + *D. seniculus*). Além disso, foram levantadas autapomorfias com potencial sistemático para o gênero *Xenohyla* (representado pela espécie *X. truncata*) e grupo *D. ruschii* (representado pela espécie *D. ruschii*). O conhecimento dos caracteres derivados que suportam clados permite o estabelecimento das diagnoses fenotípicas dos grupos de espécies e a delimitação de unidades taxonômicas (e.g. Grant et al. 2017; Faivovich et al. 2021). Além disso, a utilização dos caracteres derivados em inferências filogenéticas pode aumentar os valores de suportes de clados, bem como permitir a inclusão de espécies, para as quais não estão disponíveis dados genéticos (De Sá et al. 2014; Araujo-Vieira et al. 2019). Assim, espera-se que futuras inferências filogenéticas em Dendropsophini incluam, dentre outros sistemas de caracteres usuais (e.g., morfologia de adultos e DNA), a morfologia larval. Neste sentido, relacionamentos instáveis de alguns grupos de espécies de *Dendropsophus* (e.g., Faivovich et al. 2005; Peloso et al. 2016; Orrico et al. 2021) poderão ser melhor suportados.

Tem sido frequentemente reportado na literatura que caracteres larvais são mais sujeitos a homoplasias, ao passo que os de adultos possuem um sinal filogenético mais forte (e.g., Haas 2003; Roelants et al. 2011; Sherratt et al. 2017). O registro de um grande número de sinapomorfias larvais não homoplásticas, em contraponto aos inúmeros eventos de homoplasias revelados nas formas adultas (ver Orrico et al. 2021), pode indicar uma menor plasticidade fenotípica no estágio larval de Dendropsophini, do que entre os adultos, sugerindo uma história evolutiva distinta entre as diferentes fases de vida. Entretanto, os caracteres anatômicos larvais ainda permanecem pouco explorados, com a amostragem do presente estudo abrangendo apenas 51% da diversidade da tribo. Dessa forma, os padrões morfológicos larvais dos clados e grupos de espécies encontrados no presente estudo devem ser investigados em um maior número de espécies.

Alguns caracteres larvais vinham sendo sugeridos como sinapomorfias da tribo, como ausência de papila lingual (Dendropsophini *latu sensu*; Faivovich et al. 2005); inserção do m. *levator mandibulae lateralis* no saco nasal (Dias 2019; 2022) e narinas posicionadas anteriormente no focinho (Orrico et al. 2021), estado de caráter também recuperado como sinapomórfico aqui. Além dessa, sugerimos a adição de seis sinapomorfias não homoplásticas para a tribo: lábio anterior incompleto (car 2:0); narinas posicionadas no terço anterior do focinho (car 32:0), projeções secundárias longas nas papilas laterais aos bolsos bucais (car 73:1); inserção do m. *suspensorioangularis* na região ventral do processo muscular (car 90:1); m. *mandibulolabialis* com desenvolvimento restrito a lateral do lábio anterior (car 91:0) e porção interna dos cornos trabeculares pouco condrificada (car 107:1). A ausência de papila lingual constitui, possivelmente, uma sinapomorfia de Scinaxini, com evolução independente em *Scarthyia goinorum*, já que a presença dessa papila foi registrada em *Xenohyla*, *D. ruschii*, as primeiras linhagens a se divergirem em Dendropsophini, além do grupo *D. marmoratus* (Fig. 35). Observamos a inserção do m. *levator mandibulae lateralis* no saco nasal em todas as espécies de Dendropsophini analisadas (exceto *Dendropsophus ebbactus*; Haas 2003). Em *Sphaenorhynchus prasinus* a inserção se dá no tecido conectivo da ala da suprarrostral. Por isso, a condição é ambígua no ancestral de Pseudini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini e evoluindo de forma independente em *Phyllodytes luteolus* (como visto em outra espécie do gênero; Vera-Candioti et al. 2017).

Atualmente, o gênero *Xenohyla* não possui sinapomorfias fenotípicas (Orrico et al. 2021). Sugerimos a presença da papila lingual curta do tipo pústula (car 67:0), como autapomorfia de *Xenohyla truncata*. Será necessário confirmar se essa característica constitui uma sinapomorfia do gênero, já que o girino de *X. eugenioi* permanece desconhecido.

Algumas sinapomorfias larvais do disco oral têm sido recuperadas para *Dendropsophus*. Duellman & Trueb (1983) recuperaram a redução da fórmula oral de 2/3 para 1/2 no gênero. Posteriormente, a fórmula oral 1/2 foi corroborada como sinapomórfica (Faivovich et al. 2005). Araujo-Vieira et al. (2019) recuperam a ausência de fileiras anteriores pela primeira vez e o número de fileiras posteriores como ambíguo (*i.e.*, 0/1 ou 0/2), possivelmente em decorrência da sub-amostragem de taxa (*i.e.*, quatro espécies do gênero). Na hipótese mais inclusiva do gênero, Orrico et al. (2021) recuperam a fórmula oral ancestral como sendo 0/1, a qual corroboramos em nossa análise evolutiva (car 20 ao 26).

Ao descreverem a cavidade bucal e sistema musculoesquelético de *Dendropsophus decipiens*, Dias et al. (2019) compararam os dados com descrições prévias (Wassersug 1980, Echeverria 1977, Kaplan & Ruiz 1977, Vera-Candioti 2007) e sugeriram a presença de papilas em formato de leque no assoalho bucal como sinapomorfia putativa do gênero. Recuperamos a presença de papila lateral aos bolsos bucais em formato de leque (car 72:1) como sendo uma sinapomorfia homoplástica de Dendropsophini, com uma convergência em um dos representantes do grupo externo (i.e., *Trachycephalus typhonius*).

O grupo de *Dendropsophus ruschii*, composto atualmente pelas espécies *D. ruschii* e *D. ozzyii*, não possui sinapomorfias fenotípicas conhecidas (Orrico et al. 2021). Neste trabalho constatamos que a morfologia larval de *D. ruschii* é bastante diferenciada em relação as demais espécies do gênero. As seis autapomorfias fenotípicas relacionadas principalmente ao disco oral de *D. ruschii* (ver discussão sobre disco oral), podem apresentar potencial para a taxonomia e sistemática de *Dendropsophus*. O conhecimento sobre a ocorrência dessas características na outra espécie proximamente relacionada, *D. ozzyii*, será necessário para confirmar se tais caracteres constituem sinapomorfias do grupo. Importante destacar que há notáveis diferenças morfológicas entre os adultos de ambas as espécies (Orrico et al. 2014, 2021). Se essas diferenças serão ou não consistentes na fase larval, permanece por ser investigado (Weygoldt & Peixoto 1987; Orrico et al. 2014, 2021).

Assim como em Orrico et al. (2021), não encontramos sinapomorfias fenotípicas sem homoplasias para os grupos *Dendropsophus decipiens*, *D. parviceps*, *D. columbianus*, *D. molitor*, *D. minutus* e *D. leucophyllatus*. Em hipóteses filogenéticas prévias, o clado *Dendropsophus decipiens* foi recuperado aninhado ao grupo *Dendropsophus microcephalus* (e.g., Faivovich et al. 2005; Duellman 2016). Neste cenário, Faivovich et al. (2005) listaram a ausência de papilas marginais e fileiras de dentículos como sinapomorfias deste grupo, com reversões no clado *Dendropsophus decipiens*. Na hipótese filogenética de Orrico et al. (2021) e nas otimizações feitas aqui, a ausência de papilas marginais e de fileiras de dentículos constituem sinapomorfias do grupo *Dendropsophus microcephalus*, sendo que apenas a ausência de dentículos é convergente entre os dois grupos (car 23).

Os girinos das espécies do grupo *Dendropsophus decipiens* têm sido descritos na literatura como sendo muito similares, compartilhando um corpo arredondado em vista lateral (Orrico et al. 2021) e diferenciando-se principalmente pelo padrão de cor (Pugliesi et al. 2000; Lourenço-de-Moraes et al. 2012; De Abreu et al. 2013). Na presente análise encontramos

diagnoses anatômicas no sistema visceral (*i.e.*, tubo do intestino) e na cavidade bucal entre as espécies *D. decipiens*, *D. haddadi* e *D. oliveirai*. Visto a necessidade de uma revisão taxonômica do grupo (ver Orrico et al. 2021), essas diferenças poderão contribuir para diagnoses de espécies.

Os girinos do grupo *Dendropsophus parviceps* têm sido caracterizados por apresentarem um corpo ovóide em vista lateral (Duellman & Crump 1974; Duellman & Trueb 1983; Wild 1992), reinterpretado aqui como globular, com exceção de *D. padreluna* (*i.e.*, corpo ovóide). A presença de apenas uma fileira de dentículos posterior é característica do grupo, assim como previamente sugerido (Duellman & Crump 1974; Duellman & Trueb 1983; Duellman & Trueb 1989; Wild 1992). No entanto esse estado de caráter é plesiomórfico. Registramos diferenças entre as espécies do clado de espécies de Mata Atlântica (*Dendropsophus microps* + *D. giesleri*), como papilas pós-nasal ausentes (car 50:0) e extremidade afilada dos cornos trabeculares (car 111:1).

A amostragem do presente estudo em relação aos grupos de espécies *D. columbianus* e *D. molitor* é restrita, contemplando apenas uma espécie de cada um dos grupos. Apesar da impossibilidade de discorrer sobre a evolução dos caracteres larvais neste nível de relacionamento, o clado mais inclusivo que reúne *D. columbianus* + *D. molitor* compartilha diversas características, entre elas, dentículos na fileira anterior e nas duas fileiras posteriores (car 20;23;24), assim como já havia sido reportado em Orrico et al. (2021; car 173,176) e análises prévias (Duellman & Trueb 1983; Duellman et al. 1997). Não encontramos autapomorfias fenotípicas sem homoplasia para nenhuma das espécies dos grupos. No entanto, assim como Orrico et al. (2021), encontramos algumas características em *Dendropsophus molitor* exclusivas em relação a tribo (*i.e.*, car 27:0, car 29:0, car 35:0, car 89:0). Faz-se necessário a avaliação das outras espécies do grupo para determinar se são características únicas de *D. molitor* ou de seu grupo de espécies.

Atualmente, o grupo *D. marmoratus* é caracterizado por uma combinação de sinapomorfias homoplásticas fenotípicas (Orrico et al. 2021). Dentre esses caracteres, Orrico et al. (2021) recuperam a presença de duas fileiras de papilas marginais para as espécies do grupo. Aqui, reinterpretamos esse estado de caráter como sendo uma única fileira de papilas dispostas alternadamente, não resultando em sinapomorfia para o clado (car 6:1). A ausência de dentículos já foi reportada como sinapomorfia do grupo (Duellman & Trueb 1983). Registramos que o grupo *D. marmoratus* possui 0/1 fileiras de dentículos, sendo que a perda

completa de dentículos ocorreu de forma independente nos grupos *Dendropsophus decipiens* e *D. microcephalus* e nos clados *D. parviceps* + *D. garagoensis* + *D. padreluna* + *D. virolinensis* e *D. sarayacuensis* + *D. triangulum* + *D. ebbractus*. A presença de uma bainha espessa na porção ventral do músculo caudal já foi levantada como sinapomorfia do grupo (Gomes & Peixoto 1991, 1999; Faivovich et al. 2005). Esse caráter não foi codificado em nossa análise, visto que não foram encontradas diferenças claras entre os girinos do gênero.

No presente trabalho recuperamos duas sinapomorfias putativas fenotípicas larvais não homoplásticas relacionadas ao esqueleto para o grupo *Dendropsophus marmoratus*. Cornos trabeculares curtos e cestas branquiais médias, que podem estar relacionados ao hábito alimentar carnívoro específico deste grupo (ver tópico da evolução da carnivoria). Além disso, encontramos sinapomorfias putativas interessantes em um clado interno, incluindo a presença de um botão queratinizado na área pré-narina (car 45:1). A existência da estrutura havia sido brevemente reportada por Gomes & Peixoto (1991) para *D. seniculus* e *D. soaresi* e foi documentada aqui em *D. novaisi* pela primeira vez. O surgimento desse estado de caráter em um clado interno do grupo *D. marmoratus* levanta uma importante questão sobre possíveis diferenças e estratégias alimentares no grupo, já que a espécie que primeiro se diverge no clado, *D. nahdereri*, não apresenta essa estrutura.

O grupo *Dendropsophus leucophyllatus* foi caracterizado previamente por contemplar girinos com caudas terminadas em flagelo e disco oral anterior sem fileiras de dentículos e papilas marginais (Duellman 1970; Duellman & Trueb 1983). As otimizações do presente estudo resultam em fórmula oral 0/1 para o ancestral deste clado, com perdas internas. Recuperamos a extremidade dos cornos trabeculares afilados como sinapomorfia homoplástica do grupo, que atualmente não possui sinapomorfias fenotípicas não homoplásticas conhecidas (Orrico et al. 2021).

Além dessa característica, observamos outras diferenças interessantes entre clados internos do grupo. Recuperamos um grande número de autapomorfias para *Dendropsophus anceps*. Essa espécie tem sido frequentemente caracterizada como não pertencente a nenhum grupo de espécies, por possuir características únicas (Lutz 1948, 1973; Cochran 1955; Wogel et al. 2000). Além disso, a posição da espécie é inconsistente em hipóteses filogenéticas desde Faivovich et al. (2005). Esses autores recuperaram a presença de glândulas peitorais para todo grupo *D. leucophyllatus*, exceto para a espécie. Em Orrico et al. (2021), *D. anceps* é recuperada em um clado irmão a todas as espécies do grupo, formando o clado *D. leucophyllatus*, que por

sua vez é irmão a outro clado composto por *D. schubarti*, *D. miyatai* e *D. haraldschultzi* (não analisadas aqui). Em Dubois et al. (2021), a espécie é recuperada em um clado com *D. schubarti*, entre os clado de *D. minutus* e grupo *D. microcephalus*. No presente estudo, recuperamos dezessete autapomorfias em *D. anceps* e quatro sinapomorfias (duas não homoplásticas) no clado interno, que reúne as demais espécies, reforçando a divergência morfológica de *D. anceps* em relação às demais espécies. Os girinos de *D. schubarti* e *D. miyatai* não são conhecidos para a ciência e a morfologia do girino de *D. haraldschultzi* é mais similar às demais espécies do clado do que de *D. anceps* (exceto por seu espiráculo longo, característica única na tribo; Menin et al. 2020).

O grupo *Dendropsophus microcephalus* é o mais divergente do gênero em relação aos caracteres larvais. Atualmente, o grupo possui apenas sinapomorfias homoplásticas fenotípicas (Orrico et al. 2021). As otimizações feitas aqui resultaram no maior número de sinapomorfias fenotípicas larvais não homoplásticas (*i.e.*, 11) como suporte de um clado em *Dendropsophus*. Duas delas, a ausência de papilas marginais e de fileiras de denticulos, eram recorrentemente sugeridas (Duellman & Trueb 1983; Faivovich et al. 2005; Orrico et al. 2021). Na filogenia mais recente, também foi recuperada como sinapomorfia do grupo a cor da cauda acastanhada (caráter não analisado aqui).

Historicamente, a morfologia larval tem sido importante para o grupo *D. microcephalus*. Os girinos do grupo têm sido caracterizados por possuírem nadadeiras baixas terminadas em flagelo e disco oral anterior sem fileiras de denticulos (Duellman & Fouquet 1968). A perda das papilas marginais foi pela primeira vez mencionada em Duellman (1970). Mais tarde, Duellman & Trueb (1983) recuperam além dos caracteres supracitados, o corpo deprimido. Essas caracterizações continuaram sendo corroboradas em novas descrições de girinos do grupo (*e.g.*, Langone & Basso 1987; Cruz & Dias 1991; Carvalho & Silva et al. 2003; Schulze et al. 2015). A evolução convergente do m. *subarcualis rectus II-IV* descontínuo no grupo e em *Pseudini* foi recentemente hipotetizada (Dias et al. 2019, 2022). Corroborando essa hipótese, recuperamos o estado de caráter no grupo *D. marmoratus* e clado irmão (com reversões internas) e adicionamos a informação da evolução independente em *Trachycephalus typhonius* (car 85:1). Em uma análise da anatomia interna de duas espécies do grupo (*i.e.*, *D. microcephalus* e *D. nanus*), se observou uma grande similaridade dos sistemas musculoesquelético e da cavidade bucal, como por exemplo, cartilagem suprarrostral única, palatoquadrado reto com processo muscular quadrangular convexo, cesta branquial reduzida sem projeções laterais e espículas (Vera-Candioti 2007). Todas essas características foram

encontradas para as outras espécies do grupo analisadas no presente trabalho e resultaram em sinapomorfias (car 99, 100, 106, 111, 112, 114-117).

Evolução da morfologia larval em Dendropsophini

Morfologia Externa Geral

Os girinos de Dendropsophini possuem uma grande diversidade morfológica. Como esperado para girinos nectônicos macrófagos do tipo 2, de ambientes lênticos (Altig & Johnston, 1989), os olhos são laterais em toda tribo, com exceção de *Dendropsophus molitor* (car 29:1). Olhos dorsais geralmente são presentes em espécies com hábito bentônico, como no grupo *Scinax catharinae*. Levando em conta as divergências de forma de *D. molitor* em relação aos demais grupos de espécies da tribo, tipicamente macrófagos (Altig & Johnston, 1989) é possível que representantes do grupo *D. molitor* tenham hábito alimentar distinto, possivelmente detritívoro/onívoro. A presença da fórmula dentária 2/2 nessa espécie corrobora uma possível distinção do hábito alimentar da espécie. Estudos específicos de história natural e comportamentais poderão investigar como se correlacionam os caracteres morfológicos do gênero com os hábitos alimentares.

As narinas são elípticas em Pseudini + Sphaenorhynchus + Dendropsophini (car 30:1). Na maioria dos Dendropsophini, as narinas são laterais e localizadas na extremidade do focinho, próximas do disco oral, constituindo sinapomorfias da tribo (car 31:1, 32:1). Narinas posicionadas anteriormente já haviam sido recuperadas como sinapomorfia de Dendropsophini. Nesse cenário, é possível que tenha ocorrido, no ancestral da tribo, um deslocamento das narinas para a extremidade do focinho, além de um aumento das cápsulas nasais (car 78:1). Sabe-se pouco sobre as características anatômicas das cápsulas nasais, mas é possível que o aumento da superfície da cápsula nasal esteja relacionado a um sistema olfatório mais desenvolvido. Estudos morfológicos e experimentais poderão explorar essas questões em Dendropsophini. De qualquer forma, narinas anteriores devem auxiliar na procura de alimentos em meio a vegetação (Altig & McDiarmid 1999), além de possivelmente proporcionarem uma maior percepção do ambiente e ajudar na sobrevivência dessas larvas nos ambientes heterogêneos e complexos que habitam (Alford 1999; *e.g.*, predadores vertebrados).

O espiráculo possui abertura posterodorsal na tribo (car 33:1). De todas as espécies analisadas, incluindo o grupo externo, apenas as espécies do grupo *Dendropsophus marmoratus* e *D. anceps*, possuem a abertura do espiráculo posterodorsal sem parede interna (car 33:0). Viertel & Wassersug (1993) sugerem que as paredes do espiráculo podem controlar o

movimento da passagem da água. Ainda não se conhece como ocorre o fluxo de água através do espiráculo em *Dendropsophini*. Entretanto é possível que a ausência de parede interna esteja relacionada a alguma diferença de fluxo de água, que por sua vez, pode estar relacionada ao hábito alimentar. O tubo ventral destro é convergente em *Scinaxini* e em *Dendropsophini*.

Disco oral

Em *Dendropsophini*, há uma grande variação do aparato oral, que tem fornecido importantes informações para estudos taxonômicos (*e.g.*, Kaplan 1997; Schulze et al. 2015; Pezzuti et al. 2021), sistemáticos (*e.g.*, Duellman & Trueb 1983; Faivovich et al. 2005; Orrico et al. 2021) e evolutivos (Ballen 2018). O disco oral varia em relação a posição da abertura (*e.g.*, Cruz & Dias 1991, Pezzuti et al. 2021), configuração de papilas marginais e fileiras de dentículos (*e.g.*, Mijares-Urrutia 1990; Pugliesi 2000; Ruas et al. 2018), presença de *ridges* (*e.g.*, Duellman 1978; Kaplan 1991), até uma completa modificação do disco oral em estrutura protrátil (*e.g.*, Lavilla et al. 1990; De Abreu 2015).

Na presente análise, o disco oral ancestral da tribo foi recuperado com ambiguidade entre anterior e anteroventral. O estado do disco oral é anterior em *Xenohyla truncata* e anteroventral em *Dendropsophus ruschii*. Possivelmente a adição de táxons faltantes dos primeiros grupos a se divergirem e do grupo irmão (*i.e.*, *Sphaenorhynchini*) elucidem essa questão. Vale ressaltar, que a única espécie desconhecida do grupo *D. decipiens*, é apontada como bromelígena, podendo ser totalmente modificada para esse tipo de hábitat (Ferreira et al. 2015). Sendo assim, o disco oral anterior é sinapomorfia do grupo *D. decipiens* e clado aninhado, com reversão no clado do grupo *D. microcephalus*. O disco anterior na maioria dos representantes da tribo, em conjunto com diversos outros estados de caracteres ancestrais (*e.g.*, redução da fórmula oral, narinas deslocadas para a porção anterior do focinho), corroboram uma condição macrofágica ancestral na tribo. Na história evolutiva de *Dendropsophini* e dos grupos externos, o posicionamento anterior do disco oral evoluiu de forma independente em *Scinax boulengeri*, *Pseudis fusca* e *Gabohyla pauloalvini*.

Descrevemos pela primeira vez a presença do lábio anterior incompleto como sinapomorfia de *Dendropsophini* (car 2:0). Esse estado de caráter é correspondente ao que era tratado na literatura como gap dorsal de papilas para *Dendropsophini* (*e.g.*, Bokermann 1963; Kaplan 1977; Pugliesi et al. 2000; Dias et al. 2022). Uma terminologia correspondente foi descrita por Duellman (1978), em que o autor descreve para diversas espécies de *Dendropsophus* (*e.g.*, *D. brevifrons*, *D. parviceps*, *D. minutus*, *D. rhodopeplus*, *D. riveroi*, *D.*

triangulum) um lábio superior “nú” (tradução livre de “bare”). A presença de um lábio anterior incompleto em Dendropsophini é corroborada pela extensão do músculo *mandibulolabialis superior*, que é restrito à lateral do lábio anterior (car 91:0). Ao compararmos a estrutura do disco oral dos diversos grupos estudados, concluímos que a presença do gap dorsal de papilas ocorre apenas nas outras tribos que apresentam lábio anterior completo (*i.e.*, Lophyohylini, Scinaxini, Pseudini, Sphaenorhynchini), o que não é o caso de Dendropsophini. Sendo assim, em Dendropsophini, há um intervalo no lábio anterior que não é homólogo ao gap dorsal de papilas, como nas outras tribos.

Para se especular acerca dos aspectos adaptativos de um lábio anterior incompleto podemos fazer uma analogia a uma possível função dos gaps nas fileiras de dentículos, que permitiriam uma maior flexibilidade das bainhas da mandíbula do disco oral no momento da alimentação (Altig & McDiarmid 1999). Uma maior abertura do disco oral associado a mobilidade da mandíbula robusta e a presença de músculos robustos do grupo hioideo (*i.e.*, *orbitohyoideus*, *interhyoideus*, *hyoangularis*; ver seção de musculatura) permitiriam uma maior força de sucção durante a alimentação (*i.e.*, macrofagia; Cannatella 1999).

Como discutido por Dias et al. (2022), a mera descrição das fileiras de dentículos para Dendropsophini não é suficiente para elucidar os padrões evolutivos desse caráter. Uma característica informativa nas espécies da tribo é a presença de pregas dérmicas (*i.e.*, *ridges*) que suportam, mas aparecem de forma independente das fileiras dentículos. Diversas descrições taxonômicas mencionam essas estruturas (*e.g.*, Pugliesi et al. 2000; Lourenço-de-Moraes et al. 2012; Menin et al. 2020), já tendo sido tratada como lábio no grupo *D. marmoratus* (*e.g.*, Peixoto & Gomes, 1999; Schulze et al. 2015). Reportamos que todas as espécies analisadas de Dendropsophini possuem *ridge* na primeira fileira anterior (RA1; car 13:1), sendo este um estado plesiomórfico. A partir do ancestral do clado que reúne o grupo *D. decipiens* e seu grupo irmão, ocorre a perda de RA2 (car 14:0; sinapomorfia de *D. decipiens* + *D. parviceps* + *D. marmoratus* + *D. leucophyllatus* + *D. microcephalus*), sendo RA2 presente apenas em *Xenohyla truncata*, *D. ruschii*, *D. columbianus* + *D. molitor* e de forma independente em *D. minutus* e *D. anceps*. Nessas espécies há registro de fileira de dentículos sobre RA2, exceto em *D. minutus*, em que apenas se desenvolve o *ridge*. *Ridges* posteriores podem ter sido perdidos no ancestral do grupo *D. microcephalus*, sendo que em todas outras espécies da tribo há dois *ridges* posteriores. A ausência de *ridge* RP3 e fileiras de dentículos na P3 (car 18:0; car 25:0) evoluíram possivelmente no ancestral de *Dendropsophus*, com uma reversão em *Dendropsophus anceps*.

Thibaudeau & Altig (1988) descreveram que os primeiros *ridges* a se desenvolverem ontogeneticamente de forma conjunta são os *ridges* RA1 e RP1. No grupo *D. microcephalus* há presença apenas do *ridge* RA1 (Kaplan, 1997). É possível que a configuração do disco oral de espécies do grupo *D. microcephalus* represente o extremo de um truncamento heterocrônico do desenvolvimento oral, no qual a configuração final do disco oral ocorre no momento de surgimento dos *ridges*. A ausência de dentículos e papilas marginais, que só se formam após as fileiras de dentículos, corroboram a hipótese de truncamento do desenvolvimento (Thibaudeau & Altig 1988). Além disso, sugerimos que a estrutura protrátil modificada do grupo *D. microcephalus* pode ser uma junção do lábio inferior e do *ridge* P1, já que apenas o *ridge* A1 é evidente. No entanto, estudos ontogenéticos comparativos (e.g., Vera Candioti 2011) são necessários para o entendimento do processo de formação de estruturas tão complexas como o disco oral protrátil.

Em relação às fileiras de dentículos, tratamos a ausência de dentículos na fileira P1, como sendo homólogo a ausência de dentículos (ver descrição de car 23). A perda de dentículos ocorre três vezes de forma independente em *Dendropsophus*, nos grupos *D. decipiens* e *D. microcephalus* e no clado *D. parviceps*. Apesar disso, todos os grupos de *Dendropsophus* (exceto *D. microcephalus*), possuem ao menos *ridges* 1/2. Assim, o *ridge* aparenta ser uma estrutura mais conservada na tribo, sendo a presença de dentículos mais variável. Possivelmente, a permanência, ao longo da evolução, da estrutura que precede as fileiras de dentículos, pode favorecer a diversidade de fórmula oral no grupo e eventuais reversões (e.g., *D. anceps*).

A ausência de dentículos na fileira A2 (car 21:0) possivelmente evoluiu no ancestral de *Dendropsophus*, com reversão em *D. columbianus*, sendo ambíguo, devido a polimorfismo, em *D. anceps* e *D. molitor* (Ballen 2018). Já nas fileiras posteriores, a ausência de dentículos na P2 (car 24:0) é sinapomorfia de *Dendropsophus* com reversão no ancestral de *D. columbianus* + *D. molitor* e ambíguo por polimorfismo no grupo *D. minutus* e em *D. anceps*. A ausência de P3 (car 25:0) é sinapomorfia de *Dendropsophus* com ambiguidade em *D. anceps* (i.e., fórmula oral 2/3; veja Lutz 1973; Orrico et al. 2021). A presença de *ridge* e fileira de dentículos na P4 (car 19:1, 26:1) é sinapomorfia de Lophyohylini.

Como visto, há padrões evolutivos distintos em relação aos *ridges* e fileiras de dentículos na tribo Dendropsophini. A redução do número de fileiras de dentículos de 1/2 para 0/0 já vinha sendo mencionada para a condição ancestral de Dendropsophini (Duellman 2016).

Orrico et al. (2021), recuperou a perda de fileiras anteriores e a presença de uma fileira posterior (*i.e.*, fórmula 0/1) como condição ancestral em *Dendropsophus*, com diversas transformações internas. Corroboramos esses resultados, reforçando que a redução das fileiras de dentículos ocorre apenas no gênero *Dendropsophus* e não em Dendropsophini, como era previamente mencionado. Isso ocorre devido à fórmula oral 2/3 de *Xenohyla truncata*, grupo irmão de *Dendropsophus* (Dias et al. 2022). Assim, apesar de *Xenohyla truncata* e *Dendropsophus* apresentarem aspectos similares da morfologia (ver Dias et al. 2022), pode-se hipotetizar que houve uma seleção para um morfótipo mais macrofágico (*sensu* Altig & Johnston 1989) no ancestral de *Dendropsophus*.

As papilas marginais também possuem grande variação na tribo. Elas são, em geral, pouco numerosas em Dendropsophini. A função das papilas marginais ainda não é muito bem definida, mas alguns estudos sugerem que elas podem facilitar aderência dos girinos aos substratos, principalmente em ambientes lóticos (Altig & Johnston, 1989). Ainda é necessário investigar a evolução da densidade de papilas para saber se a redução do número dessas projeções ocorreu no ancestral de Dendropsophini, ou em um clado mais inclusivo. Em cladogramas internos, alguns padrões merecem destaque. É perceptível que na maioria das espécies com mais fileiras de dentículos, há também maior número de papilas: em *Xenohyla truncata* (2/3) e *D. columbianus* (2/2) não há gaps, em *D. molitor* (2/2) há duas fileiras laterais e em *D. anceps* há duas fileiras laterais e posteriores de papilas. Como exceção, *D. ruschii* possui o maior número de papilas do gênero, com duas fileiras laterais e múltiplas posteriores (car 8 e 9), apesar da fórmula dentária (0/1). Destacamos que o estado de caráter - papilas marginais de tamanhos irregulares - encontrado em *D. ruschii* é bastante semelhante àquele recuperado como sinapomorfia da tribo Sphaenorhynchini (Araujo-Vieira 2015, 2019), sugerindo uma evolução convergente dessa condição.

No grupo *Dendropsophus microcephalus* há completa ausência das papilas marginais no disco oral modificado em tubo protrátil (car 10:0). Esse estado tem sido registrado em grupos de anuros filtradores (*e.g.*, Microhylidae; Altig & McDiarmid 1999) e também de espécies macrófagas (*e.g.*, Ceratophryidae, Vera-Candioti 2007), que utilizam da sucção para bombear alimento para a cavidade bucal. Ainda, nos ancestrais dos grupos *Dendropsophus decipiens* e *D. marmoratus*, e na espécie *D. giesleri* evoluem, de forma independente, gaps posterolaterais no disco oral (car 12:1).

O formato do bico córneo superior é ambíguo no ancestral de Dendropsophini (car 27). De maneira geral, o bico córneo de *Dendropsophus* é arqueado, com algumas transformações internas. *Xenohyla truncata* e grupo *Dendropsophus decipiens* possuem bico em forma W, enquanto há uma reversão em *Dendropsophus molitor* para o formato M (convergente com Lophyohylini, Scinaxini, *Scarthyla*, *Sphaenorhynchus*). *D. ruschii* possui serrilhados robustos e pouco numerosos, como autapomorfia. Configuração similar é encontrada em diferentes girinos, como *Thoropa* (Cycloramphidae), gênero semi-terrestre, em que possivelmente utiliza o bico córneo para locomoção e adesão às rochas (Verdade et al. 2019; Dias et al. 2021). Alguns girinos de ambientes lóticos também possuem essa configuração, *Vitreorana eurygnatha*, *V. uranoscopa* (Centrolenidae), *Bokermannohyla nanuzae* (Hylidae), *Crossodactylus trachystomus* e *Hylodes babax* (Hylodidae) (Pezzuti et al. 2021). Apesar de serem de ambiente lótico, essas espécies utilizam as poças que se formam nas corredeiras (T. L. Pezzuti, com. pess.). Curiosamente, *D. ruschii* é encontrada em poças associadas a ambientes lóticos (e.g., Cassini et al. 2007; Santos et al. 2012; obs. pess.). Apesar das semelhanças, ainda é difícil correlacionar a similaridade da morfologia do bico dos grupos supracitados, visto a ausência de informações de história natural, comportamento e biomecânica dos bicos córneos.

Morfologia Interna

Cavidade bucal

Em geral há uma redução da complexidade (*i.e.*, número e tamanho) das estruturas da cavidade bucal em Dendropsophini, tendência já reportada para diversas linhagens macrófagas (Wassersug 1980; Inger 1985; Vera-Candioti et al. 2021). Essa redução já havia sido reportada em *Dendropsophus minutus* (Echeverría et al. 1977); *D. ebbrectus*, *D. sallii*, *D. phlebodes* (Wassersug 1980); *D. padreluna* e *D. virolinensis*, com ilustração do assoalho bucal para *D. garagoensis* e *D. stingi* (Kaplan & Ruiz 1977); *D. microcephalus* e *D. nanus* (Vera-Candioti 2007); *D. decipiens* e *Xenohyla truncata* (Dias et al. 2019, 2022). A caracterização desse sistema vem sendo relevante para discussões sobre hábitos alimentares da tribo e também para a sistemática (Dias et al. 2019). A ausência da papila lingual já foi recuperada como sinapomorfia homoplástica de Dendropsophini (*sensu lato*; *Dendropsophus*, *Lysapsus*, *Pseudis*, *Scarthyla*, *Scinax*, *Sphaenorhynchus* e *Xenohyla*; Faivovich et al. 2005). Porém, com as atuais mudanças no cenário filogenético (Orrico et al. 2021) e com a recuperação de Dendropsophini compreendendo apenas *Dendropsophus* e *Xenohyla*, a origem da perda da estrutura na tribo vem sendo discutida de forma inconclusiva (Dias et al. 2019; 2022). Isso

ocorria principalmente devido à ausência de informações sobre espécies da maioria dos grupos de *Dendropsophus*, incluindo o grupo *D. ruschii*, o primeiro a se divergir no gênero. Com a presente proposta de homologia, registramos que a papila lingual é plesiomórfica em Dendropsophini e que sua ausência evoluiu possivelmente no ancestral do grupo *Dendropsophus decipiens* e clado irmão. Vale destacar que a papila evoluiu independentemente no grupo *Dendropsophus marmoratus*.

A presença de dois pares de papilas infralabiais foi sugerido como sinapomorfia do grupo *Dendropsophus parviceps*, com evolução independente no grupo *D. decipiens* (Dias et al. 2019, 2022). Recuperamos o aparecimento de dois pares de papilas infralabiais no ancestral de Sphaenorhynchini + Dendropsophini (car 62 e 64). Houve perdas independentes em *Xenohyla* e grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus*. Na espécie *D. nahdereri* (clado de *D. marmoratus*), houve perda das papilas mediais (car 62:0) enquanto no clado interno houve perda das papilas laterais (car 64:0). Assim, corroboramos que os pares de papilas infralabiais possivelmente evoluem independentemente (Dias et al. 2022).

Nas espécies com apenas um par de papilas infralabiais há um maior desenvolvimento e proximidade das estruturas. Diante da especialização a carnivoría vista no grupo de *Dendropsophus marmoratus*, é possível que essa configuração favoreça a estratégia para se alimentar por mordidas, em conjunto com o botão queratinizado no teto da cavidade bucal. No grupo *D. microcephalus*, é possível que favoreça a ancoragem em conjunto com o lábio inferior para o contato com a presa até que haja a sucção (hipótese de Haas et al. 2014, discutida na sessão da evolução da carnivoría). Há registro de dois pares de pequenas papilas para a espécie sugadora de suspensão, *Rhinophrynus dorsali*, espécie com ausência de estruturas queratinizadas e papila lingual (Wassersug 1980).

A presença de papilas laterais aos bolsos bucais em formato de leque foi recuperada como sinapomorfia de Dendropsophini (car 72:1), corroborando sugestões prévias (Dias et al. 2019, 2022). Observamos que essa morfologia também evoluiu independentemente em *Trachycephalus typhonius* e *Scarthyla vigilans*. Sugere-se que as papilas laterais e pré bolsos bucais podem apresentar função protetora (Wassersug 1980). Possivelmente a configuração de uma base larga com projeção longa (car 73:1) proporciona uma maior barreira mecânica aos bolsos bucais, já que a morfologia se assemelha a um toldo. Além disso, o posicionamento transversal da papila deve promover um direcionamento do alimento para o esôfago. No grupo *D. leucophyllatus* há uma redução da base e da altura dessas papilas. No grupo *D. marmoratus*

as papilas laterais são cônicas (72:0). Essa condição evoluiu independentemente em *D. bipunctatus*, tornando ambíguo o estado no ancestral do grupo *D. microcephalus*. A ausência de papilas pré-bolsos bucais já foi descrita para a espécie carnívora *Scaphiophus bombrifrons* (Wassersug 1980; outras convergências discutidas no tópico sobre a evolução da carnivoría).

A zona glandular do assoalho bucal está associada às cestas branquiais e forma as armadilhas alimentares (*i.e.*, *food traps*), já o muco produzido na zona glandular do teto bucal aprisionaria as partículas alimentares (Kenny 1969). Apesar das zonas glandulares serem presentes na tribo, o tecido glandular é reduzido na maioria dos grupos e as glândulas foram completamente perdidas no grupo *Dendropsophus microcephalus* (car 59:0, 77:0). Algumas espécies da tribo possuem a zona glandular mais evidente (*e.g.*, *D. anceps*, *D. nahdereri*, *D. molitor*), porém pouco desenvolvida quando comparada a espécies estritamente detritívoras e raspadoras de superfície (*e.g.*, Phyllomedusidae; Wassersug 1960; Cophomantini; Vera-Candioti 2007).

No teto da cavidade bucal, as espécies de Dendropsophini possuem pústulas na área pré-narina, com perdas independentes em *Dendropsophus padreluna* e *D. virolinensis*, grupo *D. microcephalus* e *D. marmoratus* (car 44). Há uma grande diversidade nas estruturas encontradas na área pré-narina dos girinos, sendo sugeridas funções mecânicas de ancoragem do alimento ou funções sensoriais (Wassersug 1980). Em Dendropsophini, a maioria das projeções das espécies são pústulas, possivelmente sensoriais. Em *D. ruschii* as pústulas são arranjadas em uma crista, podendo estar correlacionadas a ancoragem do alimento no movimento das mandíbulas. No clado interno do grupo *D. marmoratus* (*i.e.*, *D. soaresi*, *D. novaisi* e *D. seniculus*) há uma estrutura exclusiva nessa área, um botão queratinizado (car 45:1), sobre o qual discutimos a funcionalidade e diversidade na sessão sobre a evolução da carnivoría.

Devido à falta de conhecimento da cavidade bucal de *Gabohyla pauloalvini* e outros Sphaenorhynchini, a presença de projeções na margem anterior na narina interna é ambígua no ancestral de Dendropsophini. Há perda das projeções em *Xenohyla*, sendo que são presentes em *Dendropsophus*, com perdas secundárias internas. As vacuidades das narinas internas, possivelmente possuem funções quimiorreceptoras e têm sido registradas em algumas linhagens de Hylidae (*e.g.*, Wassersug 1980; Dias et al. 2020). Verificamos pela primeira vez a presença de vacuidades no interior das narinas internas em diversas espécies da tribo (car 46:1), com a presença de estruturas reduzidas, e em espécies dos grupos externos, *i.e.*, *Scinax feioi* e *Pseudis fusca*, estruturas largas (*sensu* Wassersug 1980). Esse registro demonstra que talvez as

vacuidades não sejam tão raras entre os girinos de Hylidae. A tribo Dendropsophini não possui válvulas nas narinas internas, sendo essa estrutura presente apenas em *Dendropsophus novaisi* (48:1). A espécie *D. nekronastes* possui uma projeção desenvolvida na margem anterior das narinas internas (47:1), que poderia apresentar função de proteção, homóloga a válvula da margem posterior (Wassersug 1980).

As papilas na área pós-nasal são perdidas diversas vezes independentemente em Dendropsophini (*i.e.*, *Xenohyla* e dentro dos grupos *D. decipiens*, *D. parviceps*, *D. marmoratus*, *D. bipuncatus*, *D. leucophyllatus*), demonstrando ser um caráter muito plástico. A papila lateral do cristal medial de tamanho desenvolvido (car 54:1) possivelmente evoluiu convergentemente em *Dendropsophus* e Scinaxini. A área pós-nasal e área do broto lingual são áreas perpendiculares entre o teto e assoalho bucal (Wassersug 1980). Dessa forma, a convergência da perda das papilas na área pós-nasal nos grupos pode ter relação com a perda da papila lingual, mas investigações futuras são necessárias para testar essa correlação. Em *Xenohyla* e grupos externos a papila lateral da crista medial é reduzida (car 54:0). Em *Dendropsophus*, houve perda independente dessa papila no clado interno do grupo *D. microcephalus* (*i.e.*, *D. nanus*, *D. branneri*, *D. jimi*) e em *D. nekronastes* (car 53:0). A crista medial é ausente no grupo *D. microcephalus* (car 51:0) e reduzida, em forma de papila, no grupo *D. marmoratus* (car 52:0). Assim como diversas outras estruturas da cavidade bucal, a perda ou redução dessa projeção pode estar correlacionada aos morfótipos extremos de carnivoría desses dois clados. Apenas *D. ruschii* possui papilas em formato de mão, hipotetizadas como tendo a função protetora (Wassersug 1980). Papilas maiores podem indicar alimentação de partículas menores na espécie (Wassersug 1980). A presença de papilas delimitando a arena do teto bucal é ambígua em diferentes níveis de relacionamento em Dendropsophini, mas foram perdidas em *Xenohyla truncata*, *D. padreluna* e nos grupos *D. marmoratus*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus*. No ancestral de *D. parviceps* e clado irmão, há uma redução para um par de papilas delimitando a arena do teto bucal (57:0). Wassersug (1980), correlaciona a redução de papilas na arena do teto bucal com a arena do assoalho bucal, o que é corroborado por nossos dados. De maneira geral, é evidente a evolução de um padrão de redução do número e tamanho das papilas da cavidade bucal no ancestral de Dendropsophini. Baseado na hipótese de relação inversa entre as variáveis “complexidade e tamanho das papilas” e “tamanho dos alimentos ingeridos” (Wassersug 1980), há possivelmente uma tendência a ingestão de partículas grandes na tribo, com condições extremas de diminuição da complexidade das estruturas da cavidade bucal nos grupos *Dendropsophus marmoratus* e *D. microcephalus*.

Sistema musculoesquelético

Em Dendropsophini, a maioria dos músculos possui o padrão geral de inserções conhecida para girinos (Dias et al. 2022; *e.g.*, Haas 2003; Vera-Candioti 2007), assim como o condrocânio possui o padrão encontrado na maioria dos girinos nectônicos (*e.g.*, Phyllomedusidae; Haas 2003; Vera-Candioti 2007; Scinaxini; Vera-Candioti et al. 2004; Alcade et al. 2011; Pseudini; Alcade & Berg 2006), com modificações em alguns clados e especializações nos grupos *Dendropsophus marmoratus* e *D. microcephalus*. Algumas exceções nos padrões do sistema musculoesquelético vêm sendo informativas em discussões sistemáticas e ecológicas (Haas 2003; Vera-Candioti 2007; Dias et al. 2019, 2022) e é possível correlacionar algumas modificações do condrocânio com o desenvolvimento dos músculos.

Em geral, há uma robustez na musculatura do grupo hioideo em Dendropsophini. Não foi possível caracterizar quantitativamente o volume dos músculos, sendo necessário estudos futuros sobre isso. No entanto, por meio de uma aproximação qualitativa recuperamos um aumento da robustez do m. *hyoangularis* no ancestral de Dendropsophini (car 89:1; exceto *Dendropsophus molitor*). No grupo *Dendropsophus microcephalus* o m. *orbitohyoideus* é extremamente robusto, junto a esse desenvolvimento, o processo muscular é grande e quadrangular (car 99:1, car 103:1). No grupo *D. marmoratus* há uma notável robustez da musculatura dos grupos hioideo e mandibular, com uma configuração única do m. *interhyoideus* em dois feixes (car 86:1; mais discussões dos grupos na próxima sessão).

No presente estudo, registramos pela primeira vez em Dendropsophini uma expansão pouco condrificada da margem posterior do palatoquadrado, que se liga ao processo ótico (ausente em *Xenohyla*; car 95). Orrico et al. (2021) comentam que há uma expansão lateral da crista parótica em adultos de *Dendropsophus* (veja caráter 10 em Orrico et al. 2021). Não é possível afirmar se a expansão pouco condrificada na margem posterior do palatoquadrado das larvas e expansão lateral da crista parótica de adultos são estruturas homólogas e investigações ontogenéticas são necessárias. Outros girinos nectônicos possuem expansões da margem em outros locais do palatoquadrado. Essas expansões podem ser contínuas e homogêneas, como no grupo externo analisado (*i.e.*, *Phyllodytes*, *Scinax* e *Pseudis*) e outras espécies filogeneticamente mais distantes, como *Scaphiophus bombifrons* (Wiens 1989) e *Litoria* (Haas 2003), ou pode haver processos bem definidos e destacados, como em *Phyllomedusa* (Haas 2003).

O ápice do processo muscular se aproxima da lâmina orbitonasal no ancestral comum aos grupos *D. marmoratus*, *D. minutus*, *D. leucophyllatus*, *D. microcephalus* (car 102:1). Possivelmente essa configuração tem relação com o aumento do m. *orbitohyoideus*, já que a inserção desse músculo na porção dorsal do processo muscular ocasionaria em maior sustentação. Como a lâmina orbitonasal é confluenta à capsula nasal (Cannatalla 1999), talvez a proximidade também proporcione sustentação à cápsula nasal. Não encontramos configurações similares em girinos de outros táxons.

A presença de um processo triangular no processo muscular vinha sendo sugerida como sinapomorfia de Dendropsophini (Dias et al. 2019, 2022). Observamos a estrutura em táxons distantes na presente análise, em *Trachycephalus typhonius*, *Pseudis minuta* e *Sphaenorhynchus prasinus*. Possivelmente se trata de uma sinapomorfia do clado Pseudini + Sphaenorhynchini + Dendropsophini, com evolução independente em *T. typhonius*. A partir do conhecimento da anatomia larval interna de outros membros de Pseudini e Sphaenorhynchini será possível testar hipóteses mais conclusivas.

Os cornos trabeculares dos girinos de Dendropsophini vêm sendo descritos como curtos, comparados a morfologia dos girinos de uma maneira geral (Vera-Candioti 2007; Dias et al. 2019, 2022). Em relação à variação das espécies do presente estudo, encontramos a estrutura curta apenas no grupo *Dendropsophus marmoratus* (car 105:0), no qual a extensão é limitada ao nível do processo articular do palatoquadrado. Cornos trabeculares curtos são observados em outras espécies carnívoras como *Ceratophrys cranwelli* (Vera-Candioti 2005, 2007). A conexão entre os cornos trabeculares, geralmente livre em anuros (*e.g.*, Haas & Richards 1998; Alcade & Barg 2006; Nascimento et al. 2022), é fusionada no grupo *D. marmoratus* (car 106:1), como na espécie macrófaga carnívora, *Ocyydozyga baluensis* (Haas et al. 2014).

A cartilagem suprarrostral dos girinos geralmente possui formato irregular com distinção do corpo e da ala (*e.g.*, Haas 2003; Vera-Candioti 2007). Em Dendropsophini, há uma grande diversidade, sendo que ocorrem configurações de estrutura única, completamente fusionada ou conectada medialmente, ou em dois elementos (*i.e.*, corpo e ala) separados medialmente (car 110). O estado plesiomórfico da tribo corresponde ao corpo em um único elemento conectado medialmente, como sugerido previamente (Dias et al. 2019, 2022). O estado da articulação do corpo e ala da suprarrostral é ambíguo no ancestral de todos demais clados internos, possivelmente devido à baixa amostragem do presente estudo e da grande diversidade de estados nas espécies analisadas. Há uma reversão para dois elementos da suprarrostral apenas

em *Dendropsophus minutus* e clado interno do grupo *D. leucophyllatus* (i.e., todo o grupo, exceto *D. anceps*). A suprarrostral em mais de um elemento é observada em alguns girinos suctoriais, por exemplo: *Aplastodiscus arildae* e *Boana cambui* (Cophomantinae; T. L. Pezzuti, com. pess.), *Telmatobius* (Telmatobiidae; e.g., Vera-Candioti 2007) e girinos que não se alimentam como *Leucostethus brachistriatus* e *Allobates nidicola* (Dias et al. 2018). Possivelmente uma articulação sindesmótica na suprarrostral proporciona uma maior expansão da maxila e do bico córneo anterior, estando relacionado a diversas adaptações.

Por outro lado, a cartilagem suprarrostral em um elemento único é encontrada em outras espécies carnívoras, como: *Lepidobatrachus laevis* e *L. llanensis* (e.g., Ruibal & Thomas 1988, Vera-Candioti 2007), *Ceratophrys cranwelli* (e.g., Vera-Candioti 2005, 2007), *Rhacophorus vampyrus* (Vera-Candioti 2021), *Scaphiophus bombrifrons* (Wiens 1989), *Ocidozyga baluensis* (Haas et al. 2014). Nessas espécies, a estrutura é mais semelhante ao grupo *Dendropsophus microcephalus*, que não possui processo posterodorsal na ala da suprarrostral (car 111:0).

Por fim, alguns grupos possuem uma configuração generalizada para o aparato hiobranquial (i.e., *Xenohyla*, *Dendropsophus decipiens*, *D. ruschii*, *D. parviceps*, *D. columbianus*, *D. molitor*, *D. minutus* e *D. leucophyllatus*). Entretanto, observou-se redução de algumas estruturas do aparato em outros clados: ausência de basihyal livre (car 112; *D. ruschii*, *D. soaresi*, *D. seniculus*, grupo *D. marmoratus*), cestas branquiais médias no grupo *D. marmoratus* e reduzidas no grupo *D. microcephalus* (car 115:1 e 115:2), ausência de espículas no clado interno do grupo *D. marmoratus* e no grupo *D. microcephalus* (car 116:0) e ausência de projeções laterais nos ceratobranquiais do grupo *D. microcephalus* (car 117:0). Há uma tendência na redução da cavidade bucal e do aparato hiobranquial, com adaptações no condrocânio e um maior desenvolvimento de uma robusta musculatura em Dendropsophini. Essas adaptações demonstram uma tendência à macrofagia, com muitos indícios que ela não é estrita na maioria dos grupos, os quais possivelmente possuem hábito alimentar onívoro. Diante de todos os padrões observados, discutimos a seguir, as adaptações específicas dos grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus* à carnivoria.

Diferentes caminhos evolutivos para a carnivoria

O sistema de guildas ecomorfológicas proposto por Altig & Johnson (1989) e posteriormente adaptado em Altig & McDiarmid (1999), define que girinos carnívoros se alimentam de macroinvertebrados e girinos coespecíficos ou heteroespecíficos, tanto pelos mecanismos de

raspagem ou deglutição da presa inteira (Altig & McDiarmid 1999). Geralmente, girinos dessa guilda possuem partes queratinizadas no disco oral, como bicos córneos geralmente com projeções conspícuas, fileiras de dentes e musculatura mandibular robusta (Altig & Johnson 1989; Altig & McDiarmid 1999). Esse sistema de guildas descreve também a categoria dos girinos macrófagos para aqueles que se alimentam de grandes porções de alimento, podendo ser facultativamente oófagos. Larvas macrófagas geralmente possuem disco oral terminal, bicos córneos, fórmula oral 0/0 ou 0/1 e papilas marginais reduzidas ou ausentes (Altig & McDiarmid 1999).

Girinos do grupo *Dendropsophus marmoratus* têm sido classificados na guilda dos carnívoros, enquanto espécies do grupo *D. parviceps*, *D. leucophyllatus* e *D. microcephalus* na guilda dos macrófagos (Altig & Johnson 1989; Altig & McDiarmid 1999). Na presente contribuição, observamos dois morfótipos extremamente especializados nos representantes dos grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus* (como visto nas sessões anteriores).

Algumas observações têm corroborado as classificações de Altig & Johnson (1989) e Altig & McDiarmid (1999). Girinos do grupo *Dendropsophus marmoratus* já foram observados dilacerando presas (*D. marmoratus*; Altig & Johnson 1989), se alimentando de larvas de mosquito (*i.e.*, Culicidae), vermes (*i.e.*, Enchytraidae), caçando ativamente pequenos crustáceos e sendo agressivos com indivíduos intraespécie (*D. nahdereri*; Peixoto & Gomes 1999); se alimentando de girinos de *Rhinella crucifer in situ* e em condições de laboratório (*D. novaisi*; Ruas et al. 2018) e predando indivíduos da mesma espécie (*i.e.*, canibalismo em *D. soaresi*; F. Paixão, com. pess.). Não encontramos registro da alimentação no grupo *Dendropsophus microcephalus*, além de registros secundários de conteúdo estomacal. Fragmentos de vegetação de médio tamanho já foram encontrados em *D. microcephalus* (Wassersug & Rosenberg 1979), corroborando a hipótese de serem macrófagos. Em outra análise foram encontrados, no trato digestivo, oligoquetas correspondendo de 20-90% do tamanho do girino (Vera-Candioti 2007); em *D. nanus* foram encontrados oligoquetas correspondendo a 90-130% do tamanho do girino (Vera-Candioti 2007). Por evidências secundárias de que girinos do grupo *D. microcephalus* se alimentam de invertebrados, percebe-se que há uma imprecisão na classificação carnívoro/macrófago, sendo possível até mesmo que haja uma sobreposição dessas guildas em relação aos morfótipos e hábitos alimentares.

Independentemente da imprecisão da classificação, diversas características anatômicas encontradas nos grupos de espécies *D. microcephalus* e *D. marmoratus*, quando comparados

aos demais grupos de Dendropsophini, apontam para especializações à dieta carnívora. O grupo *D. microcephalus* possui uma redução extrema do número e tamanho de papilas da cavidade bucal, com zona glandular indistinguível no assoalho e teto da cavidade bucal. A zona glandular está relacionada com a produção de muco para captura de alimentos (*i.e.*, *food traps*; Kenny 1969), sendo assim, a ausência da estrutura é um indício de deglutição de porções grandes de alimento (Wassersug & Rosenberg 1979). Padrões semelhantes são encontrados em outras espécies descritas como macrófagas: *Hymenochyrus boettgeri* (Sokol 1977), *Occidocyga baluensis* (Inger 1985), *Ceratophrys cranwelli* (Vera-Candioti 2007), *Leptobrachium hasselti* (Wassersug 1980) e oófagas: *Anotheca* (Wassersug 1980) e *Gracixalus cf. carinensis* (Wassersug et al. 1981).

O botão queratinizado na área pré-narina do clado interno do grupo *D. marmoratus*, também é uma provável especialização à carnivoría. Dois tipos de estruturas queratinizadas na cavidade bucal já foram descritas na literatura: 1) estrutura única tipo botão (Wassersug 1980); 2) estruturas pontiagudas bilaterais, chamadas de esporões, encontradas por exemplo em Ranidae e Scinaxini (*e.g.*, Grosjean et al. 2004; Alcade et al. 2011). O botão queratinizado único, registrado nas espécies do grupo *D. marmoratus* é mais raro, sendo reportado em *Spea bombifrons* (Altig 1970) e *Hymenochyrus boettgeri* (Ueck 1967). Na descrição dos girinos das espécies *D. soaresi* e *D. seniculus* os autores comentam sobre uma estrutura queratinizada no teto da cavidade bucal dos indivíduos (Gomes & Peixoto 1991), mas maiores informações ainda permaneciam desconhecidas. Até então, a estrutura foi investigada apenas nos girinos carnívoros de *Spea bombifrons*, onde os autores testam a plasticidade do fenótipo carnívoro em espécies relacionadas (*Spea bombifrons*, *S. multiplicata* e *Scaphiophus holbrookii*; Levis et al. 2018). Apesar de observarem plasticidade em outros elementos, refutam a plasticidade da estrutura queratinizada.

Sugere-se que o botão queratinizado seja utilizado para segurar presas e até outros girinos (Wassersug 1980; com. pess.). Os cornos trabeculares curtos e fusionados, típicos das espécies do grupo *Dendropsophus marmoratus* devem auxiliar no mecanismo de alimentação, promovendo sustentação para a pressão feita entre a mandíbula, a maxila e o botão queratinizado. Alguns pontos suportam essa hipótese. A espécie *D. nahdereri*, primeira a se divergir entre os táxons analisados, não possui o botão queratinizado e os cornos trabeculares são livres. Além disso, girinos de *D. novaisi* foram observados alimentando-se de outros girinos

a partir de mordidas, até engolirem a presa inteira, assim como girinos de *S. bombifrons* (Ruas et al. 2018; ilustrado em Levis et al. 2018).

O disco oral modificado em estrutura protrátil é a característica mais singular relacionada à macrofagia, encontrada no grupo *Dendropsophus microcephalus*. Estruturas semelhantes são encontradas em girinos carnívoros de linhagens distantes: *Occydozyga baluensis* e *O. laevis* (disco oral em formato de U; Vera-Candioti 2007; Haas et al. 2014) e *Hymenochyrus boettgeri* (tubo suctorial; Sokol 1962). Interessante ponto a ser notado é que a convergência de estruturas tão especializadas em táxons filogeneticamente distantes sugere que a alimentação é um importante fator na adaptação e evolução dos girinos, como visto em outros vertebrados (e.g. Kleinteich et al. 2014; Gajdzik et al. 2019; Missagia et al. 2019). Investigações futuras são necessárias. O sistema musculoesquelético dos grupos *D. marmoratus* e *D. microcephalus* também apresenta prováveis adaptações à carnivoría. A musculatura mandibular das espécies é extremamente robusta, especialmente no grupo *D. marmoratus*. No grupo *D. microcephalus* há uma robustez maior nos músculos hioideos (e.g., *hyoangularis*, *quadratoangularis*), sendo o m. *orbitohyoideus* o mais robusto, como apontando anteriormente para espécies já descritas do grupo (Vera-Candioti 2007). Aparentemente, houve uma correlação entre o desenvolvimento do m. *orbitohyoideus* e do processo muscular quadrangular no grupo.

A alimentação dos girinos macrófagos é relacionada à geração de um fluxo por sucção bucal (Satel & Wassersug 1981). Dessa forma, aparentemente os girinos macrófagos do grupo *D. microcephalus* exibem o m. *orbitohyoideus* (OH) mais robusto que seu músculo antagônico, o m. *interhyoideus* (IH), resultado em uma relação baixa entre IH/OH (Satel & Wassersug 1980). Assim, possivelmente geram uma grande pressão de sucção que proporciona eficiência na predação de uma presa em movimento (Cannatella 1999).

Além do condrocânio, o aparato hiobranquial do grupo *D. microcephalus* também parece ter relação com sua estratégia alimentar. O ceratohyal robusto, fusionado a cópula II, com processo anterior largo e as cestas branquiais reduzidas, sem espículas e projeções laterais, deve auxiliar na sucção de água para a cavidade bucal. Na alimentação por sucção, a contração do músculo *orbitohyoideus* deprime a placa do hiobranquial, ceratohyal e cópula II, aumentando a pressão negativa gerada (Ruibal & Thomas 1988). Em *Lepidobatrachus laevis* (espécie macrófaga), foi observado que quando ingerida, a presa era vista alojada contra os arcos braquiais e depois passada medialmente ao esôfago (Wassersug & Hoff 1979). Assim, é

possível que haja uma relação do hábito macrofágico com a redução dos arcos branquiais, além do não uso para filtração.

Vera-Candioti (2007) sugere que o desenvolvimento dos músculos mandibulares no grupo *Dendropsophus microcephalus* proporcionam uma grande abertura da mandíbula. Possivelmente, o corpo deprimido e o condrocrânio alongado das espécies do grupo (Vera-Candioti 2007) favorecem esse movimento, já que o comprimento focinho-cloaca também está relacionado a capacidade de volume bucal (Wassersug & Hoff 1979).

O mecanismo de alimentação ainda não é conhecido para *Dendropsophus*. Observações feitas em duas espécies macrófagas com disco oral modificado (*i.e.*, *Hymenochyrus boettgeri* e *Occydozyga baluensis*; Deban & Olson 2002; Haas et al. 2014), demonstram que elas aparentam não ter a mesma estratégia alimentar (Haas et al. 2014). *H. boettgeri* utiliza sucção, por meio de uma rápida protusão do disco oral, através de uma depressão do hiobranquial e elevação do crânio (Deban & Olson 2002). Em *O. baluensis*, que possui o disco oral estritamente similar as espécies do grupo *D. microcephalus*, há indícios que a boca se abre totalmente para fora, porém não foi observado uma protusão do tubo (Haas et al. 2014). Segundo Haas (2014), em *O. baluensis* o lábio inferior em formato U deve auxiliar na ancoragem da presa para sucção e ingestão, não necessariamente de forma rápida. Estudos futuros de observação da alimentação poderão elucidar o funcionamento do aparato mandibular das espécies do grupo *Dendropsophus microcephalus*.

Em contraponto ao grupo *D. microcephalus*, no qual há uma notável robustez do músculo *orbitohyoideus*, no grupo *D. marmoratus*, outro músculo hioideo (*i.e.*, *m. hyoangularis*) e dois mandibulares (*i.e.*, *m. levators mandibulae longus* e *internus*) são robustos. O *m. hyoangularis* tem papel importante no movimento de abertura e fechamento das mandíbulas, proporcionando a abertura parcial e total da mandíbula (Cannatella 1999). Os *m. levators* inserem na suprarrostral e infrarostral e possuem funções estritamente relacionadas a alimentação (Grandwell 1972). Assim, possivelmente a robustez destes músculos devem proporcionar uma maior força na mordida dessas espécies.

No grupo *D. marmoratus*, as cestas branquiais são de médio tamanho. A presença de zona glandular na cavidade bucal e projeções laterais nos ceratobranquiais indicam um possível uso das armadilhas alimentares (*i.e.*, *food traps*), ainda que de maneira reduzida em comparação a girinos micrófagos. Wassersug (1980) hipotetizou que o desenvolvimento das glandulares

secretórias na zona glandular do teto bucal é relacionada inversamente ao tamanho dos alimentados engolidos. Dessa forma, em comparação a outras espécies do gênero (*e.g.*, *D. elegans*), é provável que o grupo engula grandes porções de suas presas.

Encontramos dois padrões extremos de carnivoría dentro de *Dendropsophus*, o que sugere duas tendências evolutivas à carnívora. O morfótipo das espécies do grupo *D. microcephalus*, relacionado à sucção de presas inteiras e o morfótipo das espécies do grupo *D. marmoratus*, provavelmente relacionado a alimentação por mordidas. Por outro lado, os demais grupos de *Dendropsophus* parecem ter uma morfologia um pouco mais conservada desde as primeiras divergências de Dendropsophini (*e.g.*, *Xenohyla*, grupo *D. decipiens*). Um padrão similar desses dois diferentes morfótipos adaptados para carnivoría, em espécies proximamente relacionadas, é conhecido para a família Ceratophryidae, entre os gêneros *Lepidobatrachus* e *Ceratophrys* (Ruibal & Thomas 1988; Vera-Candioti 2005).

Orrico et al. (2021) interpretaram, de forma geral, que teria havido no ancestral de Dendropsophini, uma mudança de uma dieta raspadora, detritívora de fundo, para uma dieta predadora de coluna d'água. A partir desse ancestral, haveria uma tendência evolutiva à especialização à carnivoría dentro de *Dendropsophus* (Orrico et al. 2021). Nossos resultados corroboram a possibilidade de que no ancestral da tribo tenha ocorrido uma tendência à carnivoría, já que há uma certa modificação do disco oral e redução de estruturas da cavidade bucal (Dias et al. 2022). Entretanto, essa não teria sido uma mudança extrema, sugerindo uma dieta onívora como plesiomórfica na tribo. Internamente, os padrões evolutivos na maioria dos clados não parecem apresentar tendências extremas a carnivoría, ocorrendo pequenas variações do morfótipo plesiomórfico. De acordo com a evolução de todo conjunto de caracteres de morfologia interna, apesar da redução do aparato oral, a maioria dos grupos ainda possui zona glandular na cavidade bucal, cestas branquiais com espículas e projeções laterais, além de um intestino ainda longo e central, dando indícios da captura de menores partículas de alimentos e possivelmente parte desses sendo vegetal. Por outro lado, nos ancestrais dos grupos de *D. marmoratus* e *D. microcephalus* houve possivelmente as mudanças mais expressivas e independentes que representam estratégias distintas à carnivoría.

Perspectivas de estudos sobre a diversidade larval em Dendropsophini

Uma das explicações evolutivas para a diversidade larval é a heterocronia (*e.g.*, Wassersug 1980; Lannoo et al. 1987; Ruibal & Thomas 1988). Em Dendropsophini, notamos diversas

características que mostram um padrão final de desenvolvimento, similar a estágios mais iniciais de desenvolvimentos de outras linhagens. Por exemplo, documentamos processo de ossificação larval em um indivíduo de *D. elegans* apenas tardiamente (*i.e.*, estágio 41). O disco oral de Dendropsophini se assemelha a discos orais de outros hílideos ainda em desenvolvimento embrionário (*e.g.*, Thibaudeau & Altig 1988), com redução ou ausência de papilas marginais e fileiras de dentes e a permanência de *ridges* labiais sem fileiras de dentículos. Sendo assim, estudos ontogenéticos, principalmente no disco oral, poderão elucidar como a diversidade larval encontrada em Dendropsophini está relacionada a processos heterocrônicos. Além disso, ainda não sabemos do que realmente os girinos de Dendropsophini se alimentam. A diversidade morfológica da tribo dá indícios de onivoria e carnivoría estrita, mas ainda não é possível chegar a conclusões. Estudos de história natural, como estudos de dieta, observações comportamentais *in situ* poderão trazer respostas a essas questões. Além disso, observações *ex situ* poderão investigar o funcionamento biomecânico do aparato oral, ainda desconhecido. Por último, experimentos poderão testar se há plasticidade alimentar e fenotípica nos girinos de Dendropsophini, colaborando com entendimento das causas e processos que moldaram a grande diversidade de formas larvais da tribo.

REFERÊNCIAS

- Aguilar, C., Siu-Ting, K., & Venegas, P. (2007). The rheophilous tadpole of *Telmatobius atahualpai* Wiens, 1993 (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology*, 2(3), 165-174.
- Alcalde, L., & Barg, M. (2006). Chondrocranium and cranial muscle morphology in *Lysapsus* and *Pseudis* tadpoles (Anura: Hylidae: Hylinae). *Acta Zoologica*, 87(2), 91-100.
- Alcalde, L., Vera Candioti, M. F., Kolenc, F., Borteiro, C., & Baldo, D. (2011). Cranial anatomy of tadpoles of five species of *Scinax* (Hylidae, Hylinae). *Zootaxa*, 2787(1), 19-36.
- Alford, R. A. (1999). Ecology: resource use, competition, and predation. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*, 240-278.
- Altig, R. & Johnston, G. F. (1989). Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological monographs*, 81-109.
- Altig, R. & McDiarmid, R. W. (1999). Body plan: development and morphology; pp. 24-51. In: R. W. McDiarmid and R. Altig (Eds.), *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Altig, R. (1970). A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. *Herpetologica*, 180-207.
- Altig, R. (1987). Key to the anuran tadpoles of Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 75-84.
- Altig, R., Whiles, M. R., & Taylor, C. L. (2007). What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater biology*, 52(2), 386-395.
- Araujo-Vieira, K., Blotto, B. L., Caramaschi, U., Haddad, C. F., Faivovich, J., & Grant, T. (2019). A total evidence analysis of the phylogeny of hatchet-faced treefrogs (Anura: Hylidae: *Sphaenorhynchus*). *Cladistics*, 35(5), 469-486.
- Araujo-Vieira, K., Lacerda, J. V. A., Pezzuti, T. L., Leite, F. S., Assis, C. L., & Cruz, C. A. G. (2015). A new species of hatchet-faced treefrog *Sphaenorhynchus* Tschudi (Anura: Hylidae) from Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 4059(1), 96-114.
- Araujo-Vieira, K., Luna, M. C., Caramaschi, U., & Haddad, C. F. (2020). A new genus of lime treefrogs (Anura: Hylidae: Sphaenorhynchini). *Zoologischer Anzeiger*, 286, 81-89.
- Arenas-Rodríguez, A., Vargas, J. F. R., & Hoyos, J. M. (2018). Comparative description & ossification patterns of *Dendropsophus labialis* (Peters, 1863) & *Scinax ruber* (Laurenti, 1758) (Anura: Hylidae). *PeerJ*, 6, e4525.
- Ballen, G. A. (2018). Tooth row variation in tadpoles of *Dendropsophus labialis* (Anura: Hylidae: Dendropsophini) & the evolution of oral morphology in the genus. *Caldasia*, 40(2), 216-231.
- Bokermann, W. C. A. (1963). Girinos de anfíbios brasileiros 2 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia*, 23(4), 349-353.
- Bokermann, W. C. A. (1963). Girinos de anfíbios brasileiros I (Amphibia, Salientia). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 35:465-474.
- Bokermann, W. C., & Sazima, I. (1973). Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 1—Espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 33(3), 329-336.
- Caminer, M. A., B. Milá, M. Jansen, A. Fouquet, P. J. Venegas, G. Chávez, S. C. Lougheed, and S. R. Ron. 2017. Systematics of the *Dendropsophus leucophyllatus* species complex

- (Anura: Hylidae): Cryptic diversity and the description of two new species. PLoS (Public Library of Science) One 12(3: e0171785): 1–42.
- Cannatella, D. (1999). Architecture: cranial and axial musculoskeleton. Tadpoles: the biology of anuran larvae, 52-91.
- Carr, K. M., & Altig, R. (1991). Oral disc muscles of anuran tadpoles. Journal of Morphology, 208(3), 271-277.
- Carr, K. M., & Altig, R. (1992). Configurations of the rectus abdominis muscle of anuran tadpoles. Journal of Morphology, 214(3), 351-356.
- Carvalho-e-Silva, S. P., & Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. (1994). Descrição das larvas de *Ololygon albicans* e de *Ololygon trapicheiroi* com considerações sobre sua biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). Revista Brasileira de Biologia, 54(1), 55-62.
- Carvalho-e-Silva, S. P., Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. & Izecksohn, E. (2003). Nova espécie de *Hyla* Laurenti do grupo de *H. microcephala* Cope (Amphibia, Anura, Hylidae) do nordeste do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 20:553-558.
- Cassini, C. S., Neves, C. P., Dayrell, J. S., Cruz, C. A., & Feio, R. N. (2007). Amphibia, Anura, *Dendropsophus ruschii*: Distribution extension, new state record, and geographic distribution map. Check List, 3(3), 190-192.
- Cochran, D. M. (1955). Frogs of southeastern Brazil. Bulletin of the United States National Museum.
- Cruz, C. A. G. & Dias, A. G. (1991). Girinos de grupo "microcephala" do Estado do Rio de Janeiro (Amphibia, Anura, Hylidae). Revista Brasileira de Zoologia 7:679-683.
- da Silva Neto, E. M., Araujo-Vieira, K., Dias, I. R., Batista, C. S., Pareja-Mejía, D., Solé, M., & de Mira-Mendes, C. V. (2022). Redescription of the Tadpoles of *Gabohyla pauloalvini* and *Sphaenorhynchus prasinus* (Hylidae: Sphaenorhynchini). Journal of Herpetology, 56(4), 422-433.
- de Abreu, R. O. et al. (2013). The tadpole of *Dendropsophus haddadi* (Amphibia, Anura, Hylidae): additions on morphological traits & comparisons with tadpoles of the *D. decipiens* & *D. microcephalus* species groups. Sitientibus Série Ciências Biológicas, 13.

- de Abreu, R. O. et al. (2015). The tadpole of *Dendropsophus branneri* (Cochran, 1948)(Amphibia, Anura, Hylidae). *Zootaxa*, 3946(2), 296-300.
- de Sá, R. O., & Lavilla, E. O. (1997). The tadpole of *Pseudis minuta* (Anura: Pseudidae), an apparent case of heterochrony. *Amphibia-Reptilia*, 18(3), 229-240.
- de Sá, R. O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W. R., Ponsa, M. L., & Stanley, E. (2014). Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(s1).
- de Sá, R. O., Wassersug, R., & Kehr, A. I. (1997). Description of tadpoles of three species of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Herpetological Journal*, 7, 13-18.
- Deban, S. M., & Olson, W. M. (2002). Suction feeding by a tiny predatory tadpole. *Nature*, 420(6911), 41-42.
- Dias, I. R., C. F. B. Haddad, A. J. S. Argôlo, and V. G. D. Orrico. (2017). The 100th: An appealing new species of *Dendropsophus* (Amphibia: Anura: Hylidae) from northeastern Brazil. *PLoS (Public Library of Science) One* 12(3: e0171678): 1–20.
- Dias, P. H. D. S., Anganoy-Criollo, M., Rada, M., & Grant, T. (2021). The tadpoles of the funnel-mouthed dendrobatids (Anura: Dendrobatidae: Colostethinae: *Silverstoneia*): External morphology, musculoskeletal anatomy, buccopharyngeal cavity, and new synapomorphies. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(3), 691-717.
- Dias, P. H. S., Marcondes, B. C., Pezzuti, T. L., Vera Candiotti, F., Araujo-Vieira, K., Mela Prodocimo, M., ... & Haas, A. (2022). The missing piece of the puzzle: larval morphology of *Xenohyla truncata* (Anura: Hylidae: Dendropsophini) and its implication to the evolution of Dendropsophini tadpoles. *Zoomorphology*, 1-16.
- Dias, P. H., Anganoy-Criollo, M., Rada, M., & Grant, T. (2020). Comparative larval buccopharyngeal morphology of two glass frog species (Anura: Centrolenidae: Vitreorana). *Zoologischer Anzeiger*, 289, 118-122.
- Dias, P. H., Araujo-Vieira, K., Carvalho-e-Silva, A. M. P. D., & Orrico, V. G. (2019). Larval anatomy of *Dendropsophus decipiens* (A. Lutz 1925) (Anura: Hylidae: Dendropsophini) with considerations to larvae of this genus. *Plos one*, 14(7), e0219716.

- Dingerkus G., Uhler L. D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol* 52: 229–232.
- Dubois, A., Ohler, A., & Pyron, R. A. (2021). New concepts and methods for phylogenetic taxonomy and nomenclature in zoology, exemplified by a new ranked cladonomy of recent amphibians (Lissamphibia). *Megataxa*, 5(1), 1-738.
- Duellman, W. E. & Crump, M. L. (1974). Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Museum of Natural History The University of Kansas* 23:1-40.
- Duellman, W. E. (1978). The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador (Vol. 65, pp. 1-352). Lawrence: University of Kansas.
- Duellman, W. E. (2007). Amphibian life histories: their utilization in phylogeny and classification. *Amphibian biology*, 7, 2843-2892.
- Duellman, W. E. 2005. *Cusco Amazónico – the lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Duellman, W. E., & Fouquette, M. J. (1968). Middle American Frogs of the *Hyla microcephala*. *University of Kansas Science Bulletin*, 55, 329-379.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1983). Frogs of the *Hyla columbiana* group: taxonomy and phylogenetic relationships. *Advances in herpetology and evolutionary biology*, 33-51.
- Duellman, W. E., Marion, A. B., & Hedges, S. B. (2016). Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104(1), 1-109.
- Duellman, W. E., Riva, I. D. L., & Wild, E. R. (1997). Frogs of the *Hyla arntata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*.
- Duellman, W., & Trueb, L. (1989). Two New Treefrogs of the *Hyla parviceps* Group from the Amazon Basin in Southern Peru. *Herpetologica*, 45(1), 1-10.
- Echeverría, D. D. (1997). Microanatomy of the buccal apparatus and oral cavity of *Hyla minuta* Peters, 1872 larvae (Anura, Hylidae), with data on feeding habits. *Alytes*, 15(1), 26-36.
- Faivovich, J. (2002). A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*, 18(4), 367-393.

Faivovich, J., Haddad, C. F., Garcia, P. C., Frost, D. R., Campbell, J. A., & Wheeler, W. C. (2005). Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 2005(294), 1-240.

Faivovich, J., Pereyra, M. O., Luna, M. C., Hertz, A., Blotto, B. L., Vásquez-Almazán, C. R., ... & Haddad, C. F. (2018). On the monophyly and relationships of several genera of Hylini (Anura: Hylidae: Hylinae), with comments on recent taxonomic changes in hylids. *South American Journal of Herpetology*, 13(1), 1-32.

Ferreira, R. B., J. Faivovich, K. H. Beard, and J. P. Pombal, Jr. 2015. The first bromeligenous species of *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) from Brazil's Atlantic Forest. *PLoS (Public Library of Science) One* 10 (12: e0142893): 1–21.

Fitch, W. M. (1971). Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.

Fitzinger, L. J. (1843). *Systema reptilium* (Vol. 1). Braumüller & Seidel.

Fouquet A. et al. (2015). A new *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the parviceps group from the lowlands of the Guiana Shield. *Zootaxa* 4052: 39-64.

Fouquet A. et al. (2015). A new *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the parviceps group from the lowlands of the Guiana Shield. *Zootaxa* 4052: 39-64.

Fouquet, A., Orrico, V. G. D., Ernst, R., Blanc, M., Martinez, Q., Vacher, J.-P., Rodrigues, M.T., Ouboter, P.E., Jairam, R. and Ron, S. 2015. A new *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the parviceps group from the lowlands of the Guiana Shield. *Zootaxa* 4052, 39–64.

Frost D. (2023). *Amphibian Species of the World: An Online Reference*. Version 6.1. American Museum of Natural History, New York.

Gomes, M. D. R. & Peixoto, O. L. (1991). Considerações sobre os girinos de *Hyla senicula* (Cope, 1868) e *Hyla soaresi* (Caramaschi e Jim, 1983) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Acta Biologica Leopoldensia*, 13, 5-18.

Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryo and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183–190.

- Gradwell, N. (1972). Gill irrigation in *Rana catesbeiana*. Part II. On the musculoskeletal mechanism. *Canadian Journal of Zoology*, 50(5), 501-521.
- Grant, T., Rada, M., Anganoy-Criollo, M., Batista, A., Dias, P. H., Jeckel, A. M., ... & Rueda-Almonacid, J. V. (2017). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12(s1).
- Grosjean, S., Vences, M., & Dubois, A. (2004). Evolutionary significance of oral morphology in the carnivorous tadpoles of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus* (Ranidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 81(2), 171-181.
- Haas, A. (2003). Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19(1), 23-89.
- Haas, A., & Richards, S. J. (1998). Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in Australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *Journal of Morphology*, 238(2), 109-141.
- Haas, A., Pohlmeier, J., McLeod, D. S., Kleinteich, T., Hertwig, S. T., Das, I., & Buchholz, D. R. (2014). Extreme tadpoles II: the highly derived larval anatomy of *Occidozyga baluensis* (Boulenger, 1896), an obligate carnivorous tadpole. *Zoomorphology*, 133, 321-342.
- Hero, J. M. (1990). An illustrated key to tadpoles occurring in Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. *Amazoniana* 11:201-262.
- Heyer, W. R. et al. (1990). Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31: 231-410.
- Horiuchi, S. & Koshida Y. 1989. Effects of foodstuffs on intestinal length in larvae of *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae). *Zool. Sci.* 6:321-328.
- Inger, R. F. (1985). Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana Zool New Ser*, 26, v+-1.
- Izecksohn, E. (1996). Novo gênero de Hylidae brasileiro (Amphibia, Anura). *Revista de Universidade Rural, Serie Ciências da Vida*, 18, 47-52.
- Jansen, M., Santana, D.J., Teixeira, B.F.V. and Köhler, G. 2019. A new striped species of *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) with description of its composite advertisement call and comments on the *D. rubicundulus* clade. *Vertebr. Zool.* 69, 227–246.

- Jetz, W., & Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature ecology & evolution*, 2(5), 850-858.
- Jungfer, K.-H. 2017. On Warszewicz's trail: the identity of *Hyla molitor* O. Schmidt, 1857. *Salamandra* 53, 18–24.
- Kaplan, M. (1991). A new species of *Hyla* from the eastern slope of the Cordillera Oriental in northern Colombia. *Journal of Herpetology*, 313-316.
- Kaplan, M. (1997). On the status of *Hyla bogerti* Cochran and Goin. *Journal of Herpetology*, 536-541.
- Kaplan, M. (2017). Histological examination of the external oral apparatus of the tadpole of *Dendropsophus microcephalus* (Hylidae, Hylini). *Caldasia*, 39(1), 13-18.
- Kaplan, M., & Ruíz, P. M. (1997). Two new species of *Hyla* from the Andes of Central Colombia and their relationships to other small Andean *Hyla*. *Journal of Herpetology*, 230-244.
- Kenny, J. S. (1969). The Amphibia of Trinidad. *Studies of Fauna of Curaçao & Caribbean Isl&s* 29:1-78.
- Kolenc, F., Borteiro, C., & Tedros, M. (2003). La larva de *Hyla uruguayana* Schmidt, 1944 (Anura: hylidae), con comentarios sobre su biología y su status taxonómico. *Cuadernos de herpetología*, 17.
- Langone, J. A., & Basso, N. G. (1987). Distribución geográfica y sinonimia de *Hyla nana* Boulenger, 1889 y de *Hyla sanborni* Schmidt, 1944 (Anura, Hylidae) y observaciones sobre formas afines. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 11(164), 1-17.
- Laufer, G., & Barreneche, J. M. (2008). Re-description of the tadpole of *Pseudopaludicola falcipes* (Anura: Leiuperidae), with comments on larval diversity of the genus. *Zootaxa*, 1760(1), 50-58.
- Lavilla, E. O. (1990). The tadpole of *Hyla nana* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology*, 24(2), 207-209.
- Levis, N. A., Isdaner, A. J., & Pfennig, D. W. (2018). Morphological novelty emerges from pre-existing phenotypic plasticity. *Nature ecology & evolution*, 2(8), 1289-1297.

- Lourenco-De-Moraes, R., Campos, F. S., & Toledo, L. F. (2012). The tadpole of *Dendropsophus haddadi* (Bastos & Pombal 1996)(Hylidae: Hylinae). *Zootaxa*, 3476(1), 86-88.
- Lutz, B. (1948). Anfíbios Anuros da coleção Adolpho Lutz do Instituto Oswaldo Cruz. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 46, 295-297.
- Lutz, B. (1973) Brazilian Species of *Hyla*. University of Texas Press, Austin and London, 260 pp.
- Lynch, J. D. & Suárez-Mayorga, Á. M. (2011). Clave ilustrada de los renacuajos en las tierras bajas al oriente de los Andes, con énfasis en Hylidae. *Caldasia*, 33(1), 235-270.
- Maddison, W. P. & D.R. Maddison. (2021). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70. Disponível em: <<http://www.mesquiteproject.org>>
- Mello, C. M., Gonçalves, D. D. S., Rossa-Feres, D. D. C., & Conte, C. E. (2021). The tadpole of *Boana jaguariaivensis* (Caramaschi, Cruz & Segalla, 2010)(Anura: Hylidae): external and internal oral cavity morphology. *Zootaxa*, 5047(4), 495-500.
- Menin, M., AP, D. A., Pedroso-Santos, F., Sanches, P. R., & Costa-Campos, C. E. (2020). Description of the tadpole of *Dendropsophus haraldschultzi* (Bokermann, 1962)(Anura: Hylidae), with comments on reproductive biology. *Zootaxa*, 4780(3), zootaxa-4780.
- Mijares-Urrutia, A., & Hero, J. M. (1996). Los renacuajos de *Hyla luteocellata* e *H. vigilans* (Anura: Hylidae) de Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 585-592.
- Mira-Mendes, C. V., Batista, C. S., Da Silva Neto, E. M., Orrico, V. G. D., Solé, M., Le Pendu, Y., & Dias, I. R. (2022). A Baby Zombie: The Tadpole of *Dendropsophus nekronastes* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology*, 56(3), 266-273.
- Montaña, C. G., Silva, S. D., Hagyari, D., Wager, J., Tiegs, L., Sadeghian, C., ... & Schalk, C. M. (2019). Revisiting “what do tadpoles really eat?” A 10-year perspective. *Freshwater Biology*, 64(12), 2269-2282
- Nascimento, F. A., de Sá, R. O., & Garcia, P. C. D. A. (2022). Larval morphology of Amazonia foam-nesting frogs of the genus *Engystomops* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae). *Journal of Morphology*, 283(10), 1299-1317.
- Nixon KC. 1999–2002. WinClada, version 1.00.08.

Oliveira, R. F. de, F. de M. Magalhães, B. F. V. Teixeira, G. J. B. de Moura, C. R. Porto, F. P. B. B. Guimarães, A. A. Giaretta, and M. S. Tinôco. (2021). A new species of the *Dendropsophus decipiens* group (Anura: Hylidae) from northeastern Brazil. PLoS (Public Library of Science) One 16(7: e0248112): 1–23.

ori, M. (1991). A New Species of *Hyla* from the Eastern Slope of the Cordillera Oriental in Northern Colombia. *Journal of Herpetology*, 25(3), 313-316.

Orrico, V. G., Grant, T., Faivovich, J., Rivera-Correa, M., Rada, M. A., Lyra, M. L., ... & Haddad, C. F. (2021). The phylogeny of Dendropsophini (Anura: Hylidae: Hylinae). *Cladistics*, 37(1), 73-105.

Orrico, V. G., Peloso, P. L., Sturaro, M. J., Silva Filho, H. F. D., Neckel Oliveira, S., Gordo, M., ... & Haddad, C. F. (2014). A new “bat-voiced” species of *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (Anura, Hylidae) from the Amazon Basin, Brazil.

Peixoto, O. L. & Gomes, M. D. R. (1999). The tadpole of *Hyla nahdereri* Lutz & Bokermann, 1963. *Journal of Herpetology*, 33, 477-479.

Peloso, P.L.V., Orrico, V.G.D., Haddad, C.F.B., Lima-Filho, G.R. and Sturaro, M.J., 2016. A new species of clown tree frog, *Dendropsophus leucophyllatus* species group, from Amazonia (Anura, Hylidae). *South Am. J. Herpetol.* 11, 66–80.

Pezzuti, T. L., Leite, F. S. F., Rossa-Feres, D. D. C., & Garcia, P. C. A. (2021). The tadpoles of the Iron Quadrangle, Southeastern Brazil: a baseline for larval knowledge and anuran conservation in a diverse and threatened region. *South American Journal of Herpetology*, 22(sp1), 1-107.

Provete, D. B. 2021. Brazilian tadpoles database 4.0. Brazilian Tadpoles. Disponível em: <<http://diogoprovete.weebly.com/brazilian-tadpoles.html>>. Acesso em 12 fev. 2021.

Pugliese, A., Alves, A. C., & Carvalho-e-Silva, S. P. (2000). The tadpoles of *Hyla oliveirai* and *Hyla decipiens* with notes on the *Hyla microcephala* group (Anura, Hylidae). *Alytes*, 18(1-2), 73-80.

Rivera-Correa, M. & Orrico, V. G. D. (2013). Description and phylogenetic relationships of a new species of treefrog of the *Dendropsophus leucophyllatus* group (Anura: Hylidae) from the Amazon basin of Colombia and with an exceptional color pattern. *Zootaxa* 3686: 447–460.

- Rivera-Correa, M., & Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A. (2012). A new highland species of treefrog of the *Dendropsophus columbianus* group (Anura: Hylidae) from the andes of Colombia. *Zootaxa*, 3486(1), 50-62.
- Rodrigues, D. V., Nascimento G., Nascimento, F. A. C. D., Augusto de Almeida, J. P. F., & Mott, T. (2017). The tadpole of *Scinax skuki* (Anura: Hylidae) from the type locality, with a description of its larval skeleton. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 52(3), 204-215.
- Roelants, K., Haas, A., & Bossuyt, F. (2011). Anuran radiations and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(21), 8731-8736.
- Rossa-Feres, D. C. & Nomura, F. (2006). Characterization & taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6:1-26
- Ruas, D. S., CV, D. M. M., Del-Grande, M. L., Zina, J., Sole, M. (2018). The tadpole of *Dendropsophus novaisi* (Bokermann, 1968)(Anura: Hylidae), with comments on natural history. *Zootaxa*, 4375(2), 296-300.
- Ruibal, R., & Thomas, E. (1988). The obligate carnivorous larvae of the frog, *Lepidobatrachus laevis* (Leptodactylidae). *Copeia*, 591-604.
- Santos, C. S., Alves, A. C. R., & Silva, S. P. D. C. (1998). Description of the tadpoles of *Hyla giesleri* & *Hyla microps* from Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 61-66.
- Santos, P., Santos, M. T., Silva, E., Felhberg, B. H., Garcia, P. C., & Garcia, P. (2012). Amphibia, Anura, *Hylodes babax* Heyer, 1982 (Hylodidae), *Dendropsophus ruschii* (Weygoldt and Peixoto, 1987) and *Bokermannohyla ibitipoca* (Caramaschi and Feio, 1990)(Hylidae): distribution extension and geographic distribution map. *Check list*, 8(2), 313-316.
- Santos, T. G. (2022). Girinos do Pampa. Base de dados eletrônica acessível em: <https://girinosdopampa.com>. Versão 1.0 (dez 2022).
- Satel, S. L., & Wassersug, R. J. (1981). On the relative sizes of buccal floor depressor and elevator musculature in tadpoles. *Copeia*, 129-137.
- Schacht, M. C. & L. D. McBrayer. (2009). A method for constructing an adjustable platform to obtain lateral photographs of larval anurans. *Herpetological Review* 40: 303–304.

Schulze, A., Jansen, M., Köhler, G. (2015). Tadpole diversity of Bolivia's lowland anuran communities: molecular identification, morphological characterisation, and ecological assignment. *Zootaxa* 4016, 1–111.

Sereno, P. C. (2007). Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6), 565-587.

Sherratt, E., Vidal-García, M., Anstis, M., & Keogh, J. S. (2017). Adult frogs and tadpoles have different macroevolutionary patterns across the Australian continent. *Nature Ecology & Evolution*, 1(9), 1385-1391.

Sokol, O. M. (1962). The tadpole of *Hymenochirus boettgeri*. *Copeia*, 272-284.

Sokol, O. M. (1977). The free swimming *Pipa larvae*, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology*, 154(3), 357-425.

Trauth, S. E., Robison, H. W., & Plummer, M. V. (2004). The amphibians and reptiles of Arkansas. University of Arkansas Press.

Ueck, M. Der manicotti glandular ("Drüsenmagen") der Anurenlarve in Bau, Funktion und Beziehung, zur Gesamtlänge des Darmes. Eine mikroskopichanatomische, histochemische, und electronenoptische Studie an der omnivoren und mikrophagen larve von *Xenopus laevis* und der carnivoren und makrophagen larve von *Hymenochirus boettgeri* (Anura, Pipidae). *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, (176):173- 270, 1967.

Vera Candiotti, F., Haas, A., Altig, R., & Peixoto, O. (2017). Cranial anatomy of the amazing bromeliad tadpoles of *Phyllodytes gyrinaethes* (Hylidae: Lophyohylini), with comments about other gastromyzophorous larvae. *Zoomorphology*, 136, 61-73.

Vera Candiotti, M. F. (2005). Morphology and feeding in tadpoles of *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica*, 86(1), 1-11.

Vera-Candiotti, F., dos Santos Dias, P. H., Rowley, J. J., Hertwig, S., Haas, A., & Altig, R. (2021). Anatomical features of the phytotelma dwelling, egg-eating, fanged tadpoles of *Rhacophorus vampyrus* (Anura: Rhacophoridae). *Journal of Morphology*, 282(5), 769-778.

Vera-Candiotti, M. F. & Haas, A. (2004). Three-dimensional reconstruction of the hyobranchial apparatus of *Hyla nana* tadpoles (Anura: hylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 18.

- Vera-Candioti, M. F. (2007). Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa* 1600:1–175.
- Vera-Candioti, M. F., Haad, M. B., Baldo, J. D., Kolenc, F., Borteiro, C., Altig, R. (2011). Different pathways are involved in the early development of the transient oral apparatus in anuran tadpoles (Anura: Leiuperidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 104(2), 330-345.
- Vera-Candioti, M.F., Lavilla, E.O., Echeverria, D.D. (2004). Feeding mechanisms in two treefrogs, *Hyla nana* and *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae). *J. Morphol.* 261, 206–224.
- Verburg, P., Kilham, S. S., Pringle, C. M., Lips, K. R., & Drake, D. L. (2007). A stable isotope study of a neotropical stream food web prior to the extirpation of its large amphibian community. *Journal of Tropical Ecology*, 23(6), 643-651.
- Verdade, V. K., Almeida-Silva, D., Cassimiro, J., & Rodrigues, M. T. (2019). Rediscovering *Cycloramphus bandeirensis* (Anura: Cycloramphidae): Natural history and breeding biology of a vulnerable species with a variant reproductive mode. *Phyllomedusa*, 18, 159–175
- Viertel, B., & Wassersug, R. J. (1993). Do cilia drive water through the buccopharyngeal and opercular cavities in the fossorial *Otophryne robusta* tadpole?. *Amphibia-reptilia*, 14(1), 83-86.
- Wassersug R.J. (1976)a. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. *Occ Pap Mus Nat Hist Univ Kansas* 48:1–23.
- Wassersug R.J. (1976)b. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Tech* 51:131–134.
- Wassersug, R. J., & Hoff, K. (1979). A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 12(3), 225-259.
- Wassersug, R. J., & Rosenberg, K. (1979). Surface anatomy of branchial food traps of tadpoles: a comparative study. *Journal of Morphology*, 159(3), 393-425.
- Wassersug, R. J., Frogner, K. J., & Inger, R. F. (1981). Adaptations for life in tree holes by rhacophorid tadpoles from Thailand. *Journal of Herpetology*, 41-52.
- Wassersug, R.J. (1980). Internal oral features of larvae from eight anuran families: Functional, systematic, evolutionary and ecological consideration. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History*, 68, 1–148.

Weygoldt, P. & Peixoto, L. O. (1987). *Hyla ruschii* n. sp., a new frog from the Atlantic Forest domain in the state of Espírito Santo, Brazil (Amphibia, Hylidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 22(4), 237-247.

Wiens, J. J. (1989). Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae). *Journal of Morphology*, 202(1), 29-51.

Wild, E.R. (1992). The tadpoles of *Hyla fasciata* & *H. allenorum*, with a key to the tadpoles of the *Hyla parviceps* group. *Herpetologica* 48:439-447.

Wogel, H., Abrunhosa, P. A., & Pombal, J. P. (2000). Girinos de cinco espécies de anuros do sudeste do Brasil (Amphibia: Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae). *Museu Nacional*.

APÊNDICES

APÊNDICE 1.

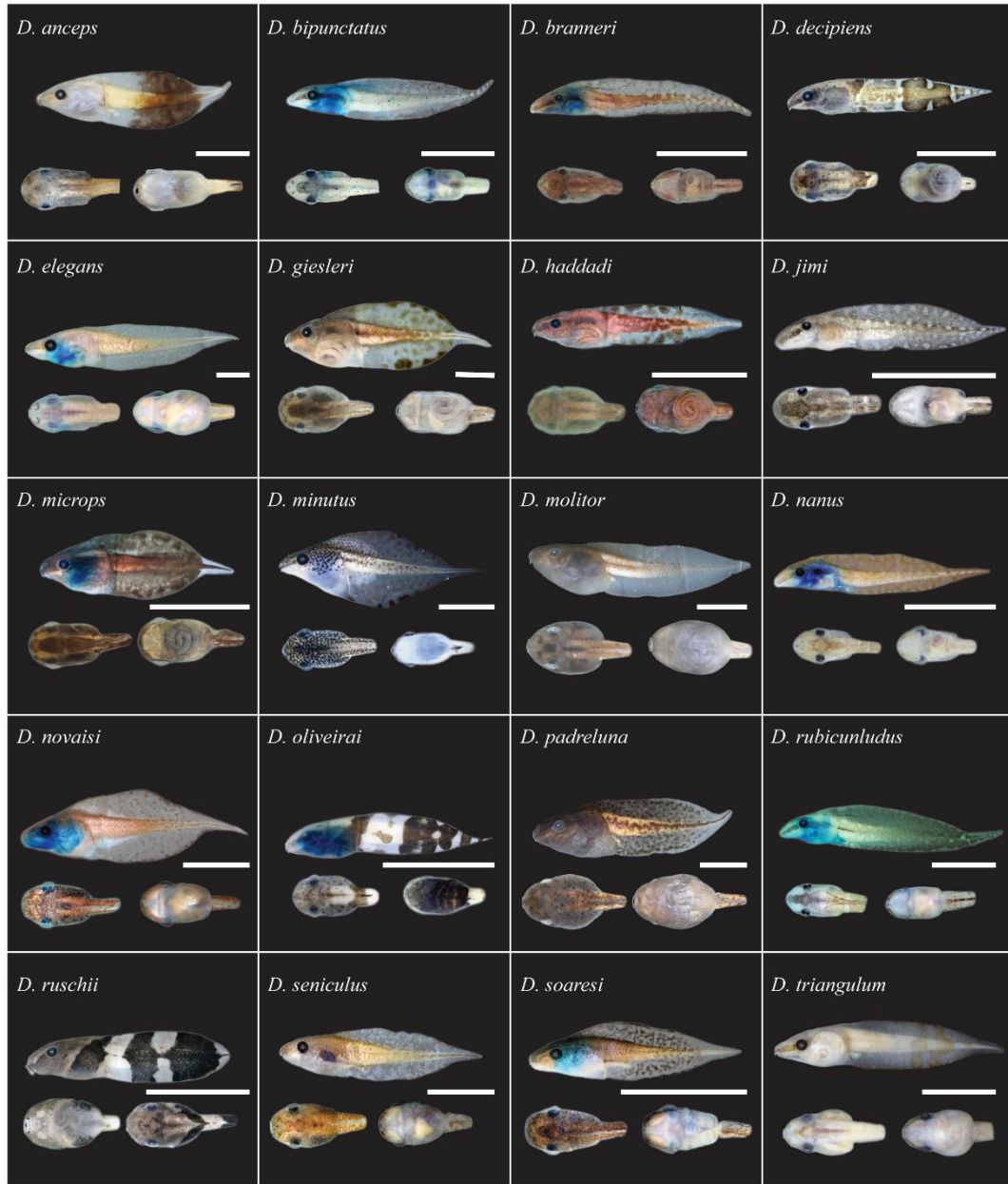


Figura 1. Diversidade da morfologia externa de Dendropsophini. Escala=1mm. *D. nahdereri* não incluso, pois espécie analisada estava deformada; ilustração disponível em Peixoto & Gomes (1999). Ilustração de *Xenohyla truncata* disponível em Dias et al. (2022).

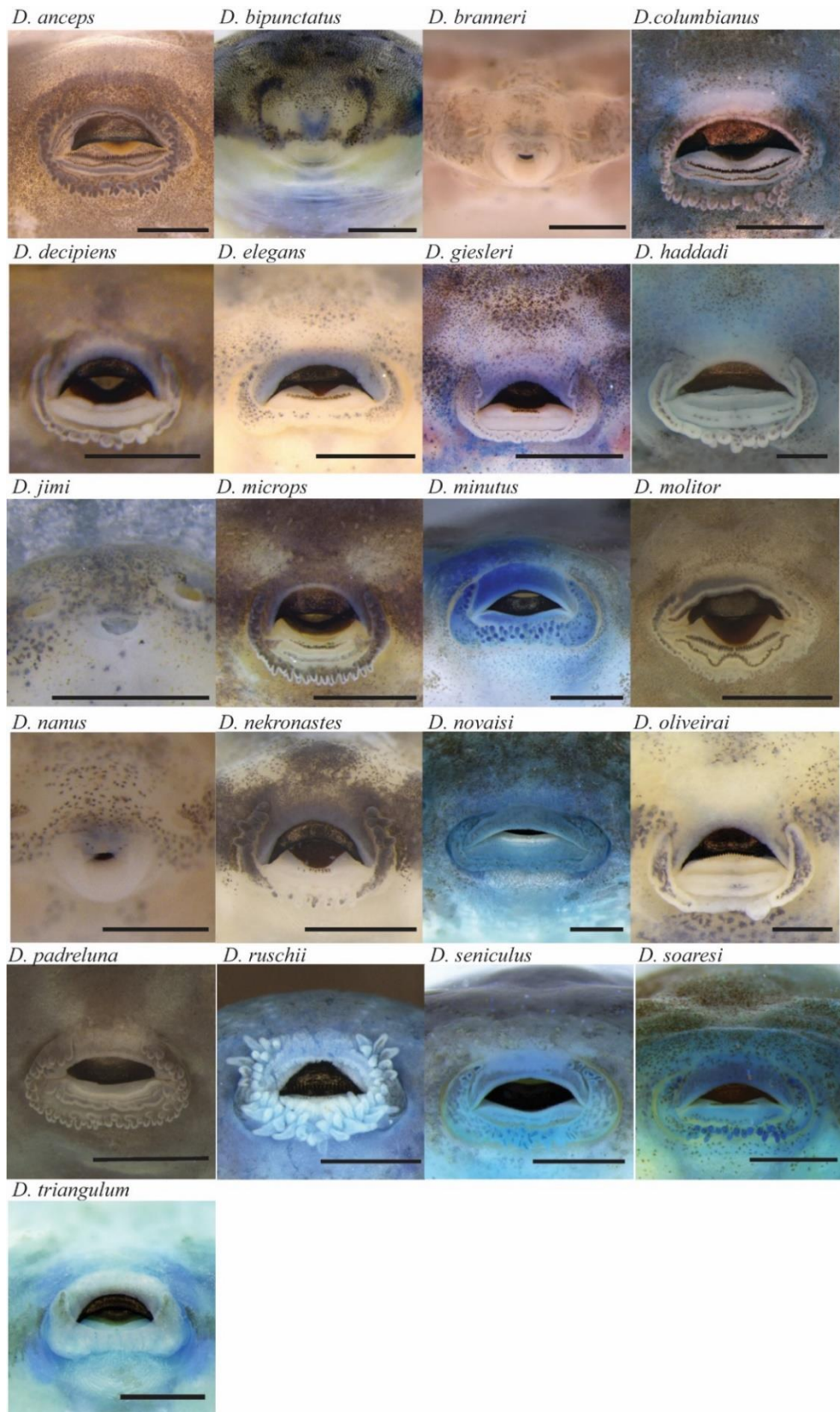


Figura 2. Diversidade do disco oral de 21 espécies de Dendropsophini. Escalas: 0,5mm. Ilustração de *Xenohyla truncata* disponível em Dias et al. (2022).

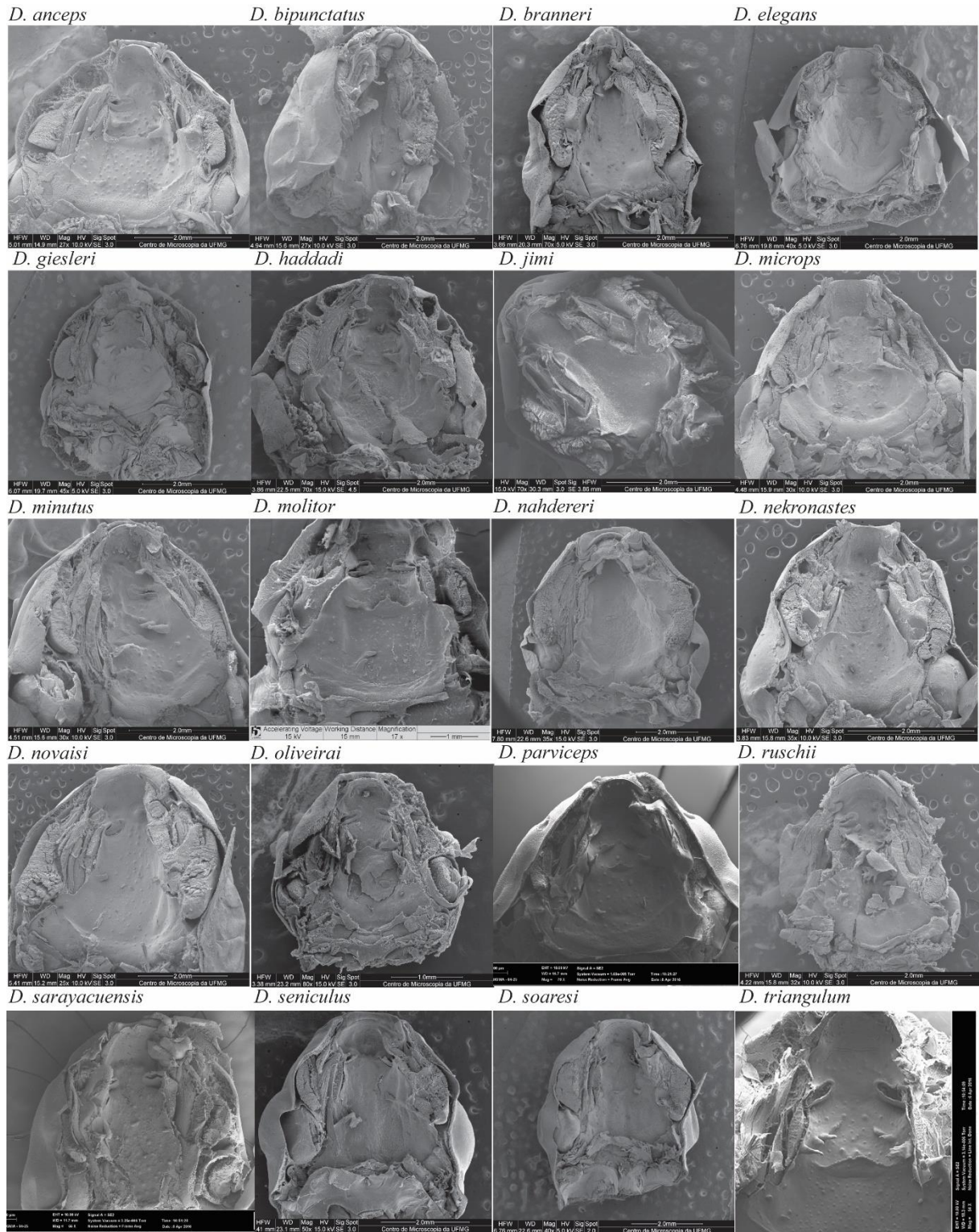


Figura 3. Diversidade do teto bucal de 20 espécies de Dendropsophini. As espécies *D. nanus*, *D. rubicundulus* não foram preparadas para MEV. Ilustração de *D. decipiens* e *Xenohyla truncata* disponível em Dias et al. (2019, 2022 respectivamente).

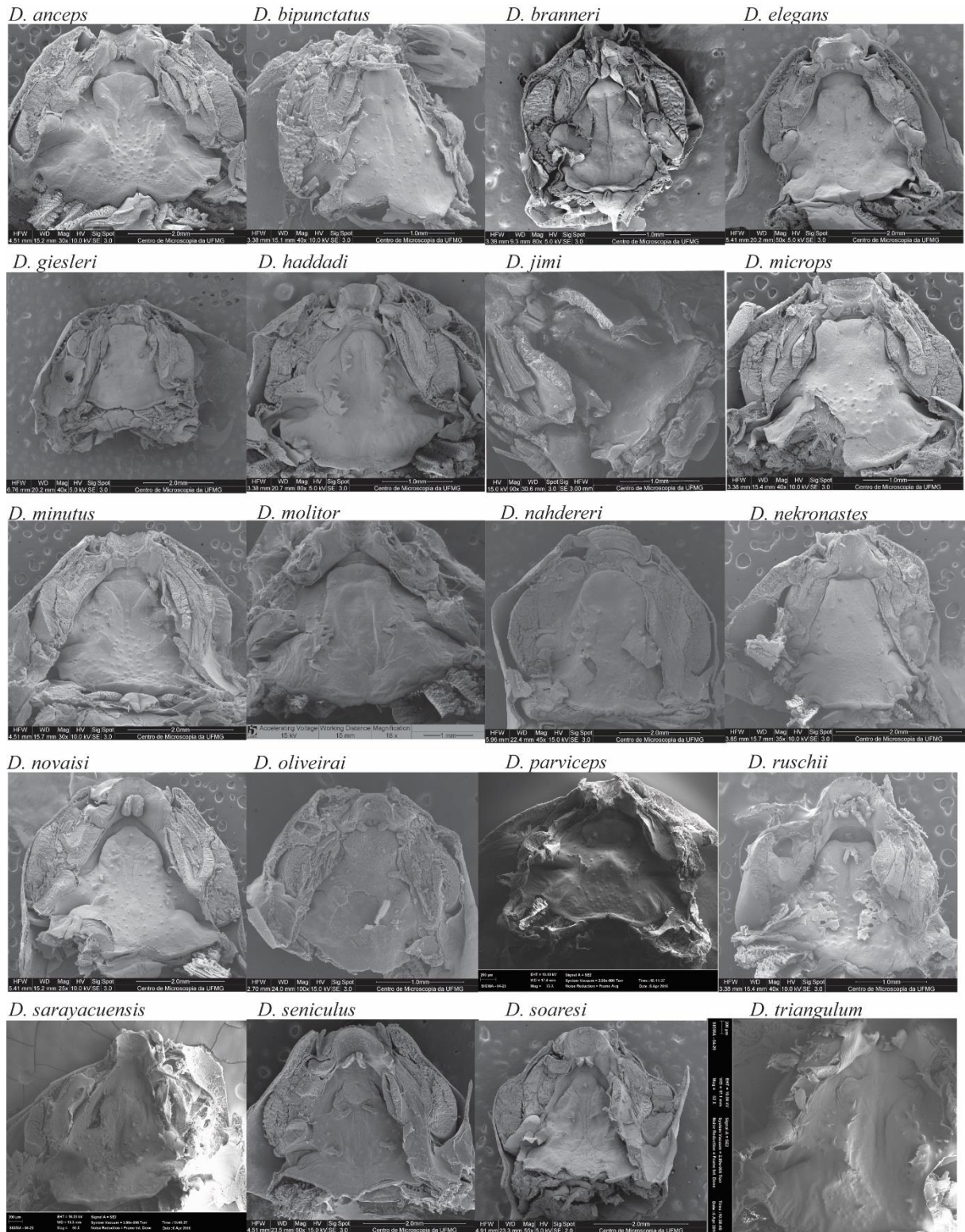


Figura 4. Diversidade do assoalho bucal de 20 espécies de Dendropsophini. As espécies *D. nanus*, *D. rubicundulus* não foram preparadas para MEV. Ilustração de *D. decipiens* e *Xenohyla truncata* disponível em Dias et al. (2019, 2022 respectivamente).

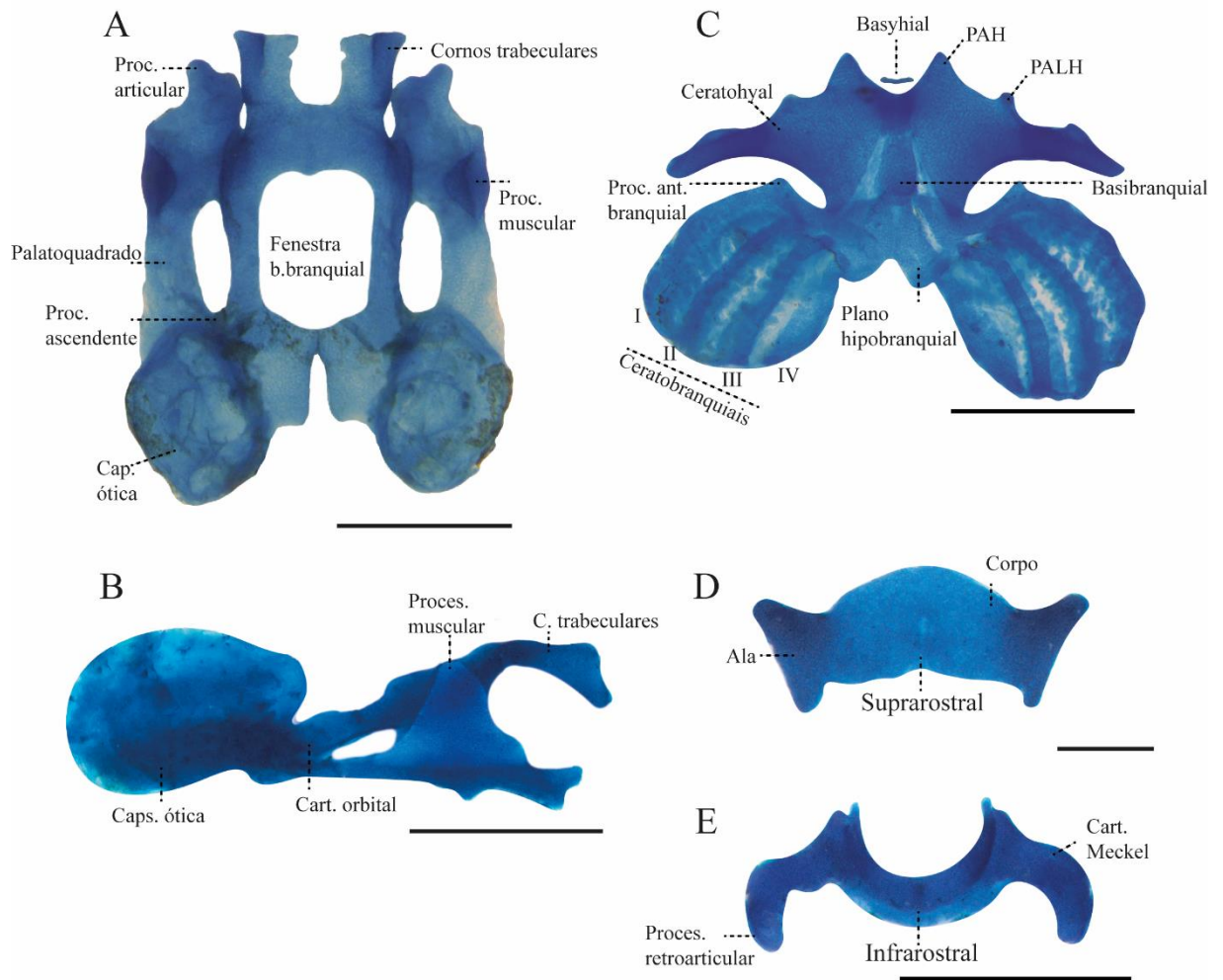


Figura 5. Condrocânio em vista dorsal e lateral (A, B), esqueleto hiobranquial, cartilagens supraorstral e infraorstral com representações das terminologias em *Xenohyla truncata*. Figura adaptada de Dias et al. (2022). Escala=0.05 cm A, B, E e 0.02 cm C-D.

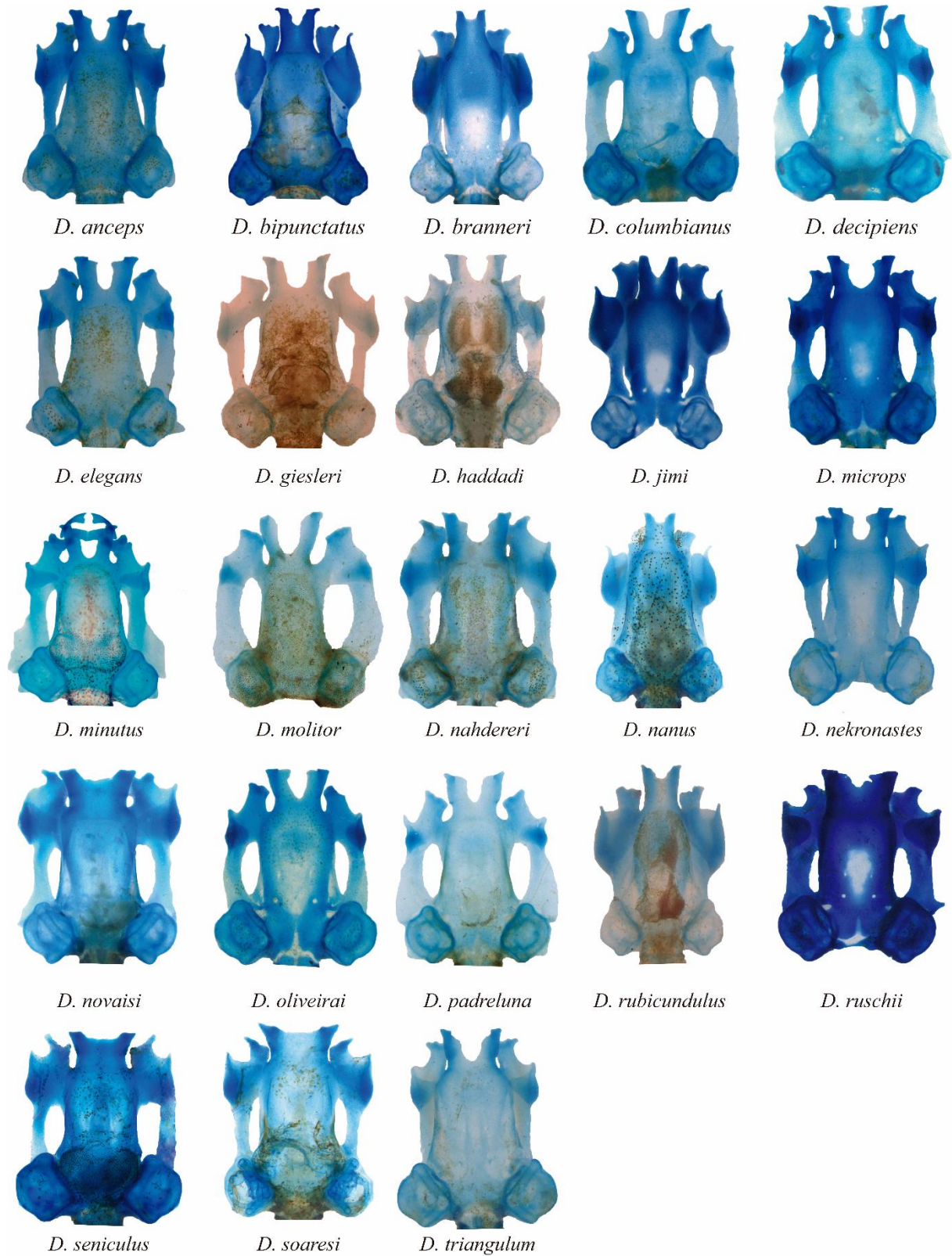


Figura 6. Diversidade do condrocrânio em vista dorsal das 23 espécies de *Dendropsophus* analisadas no presente trabalho. Imagem sem escala.

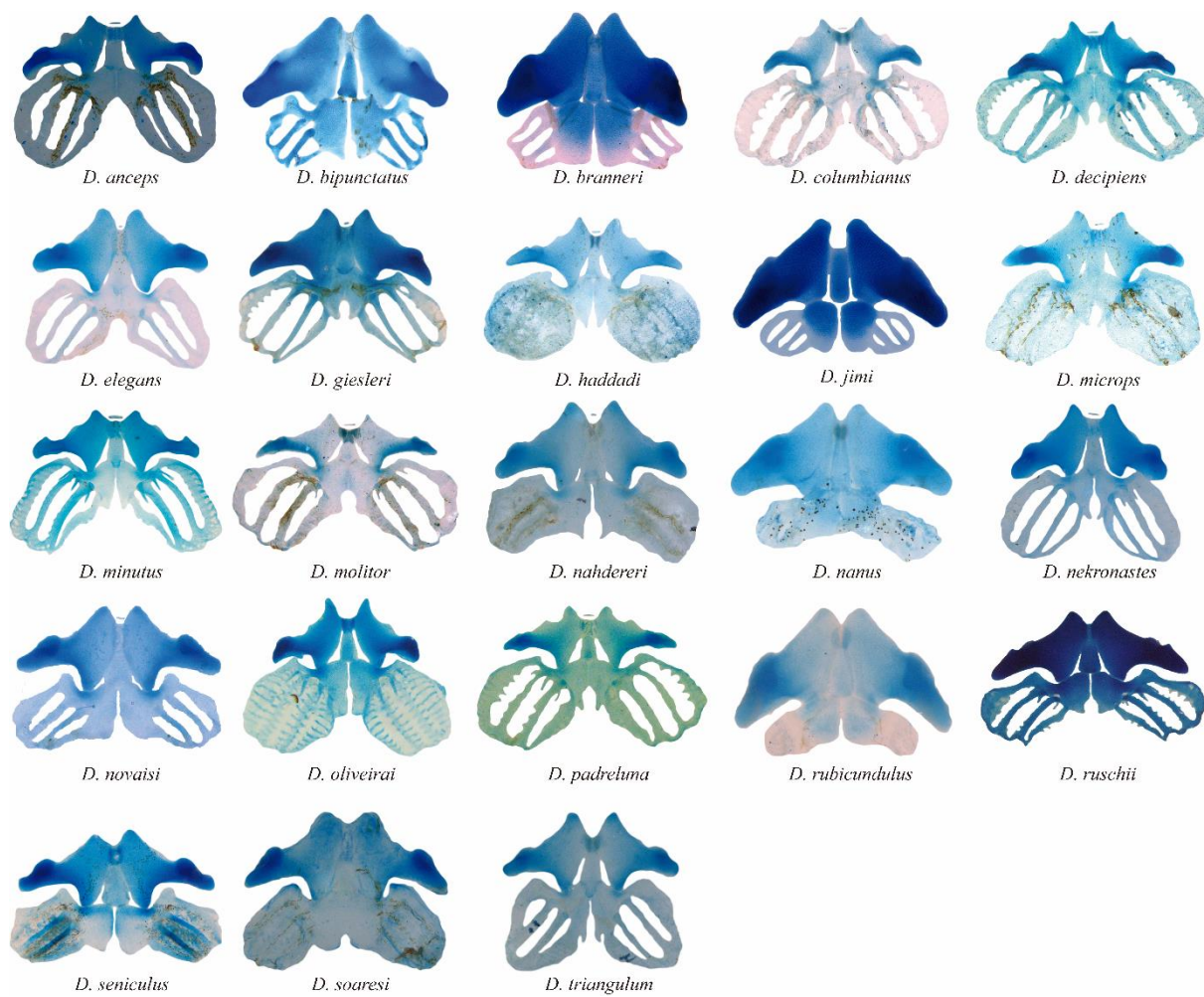


Figura 7. Diversidade do esqueleto hiobranquial das 23 espécies de *Dendropsophus* analisadas no presente trabalho. Imagem sem escala.

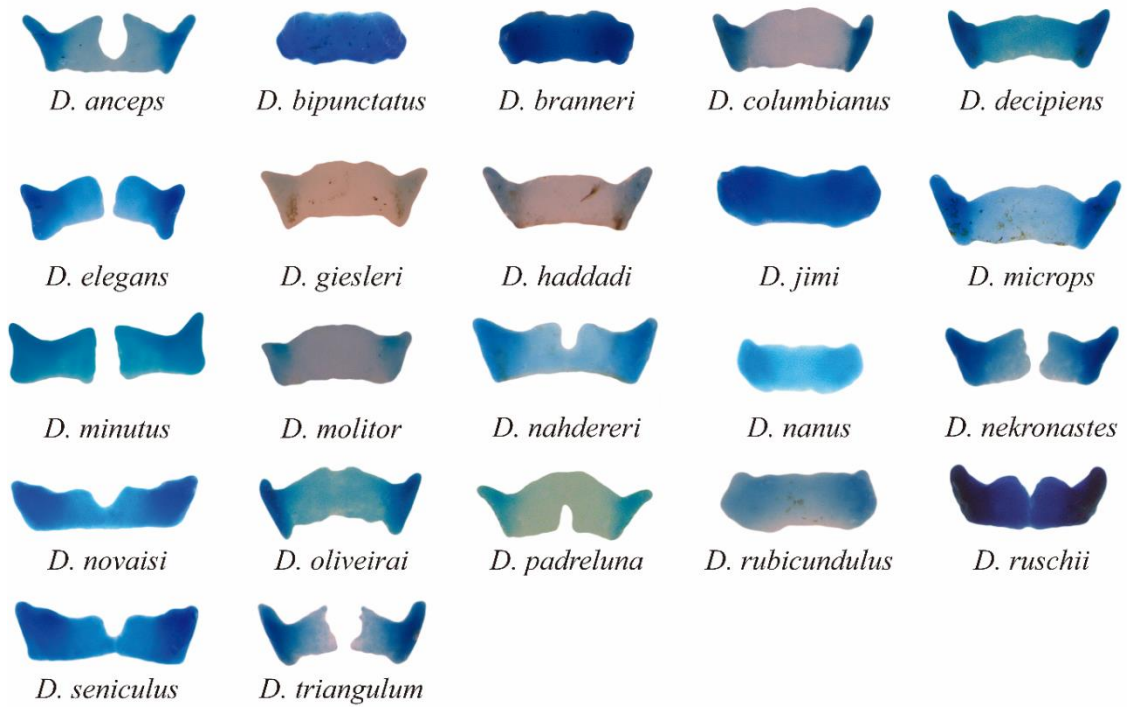


Figura 8. Diversidade da cartilagem suprarrostral das 23 espécies de *Dendropsophus* analisadas no presente trabalho. Imagem sem escala.

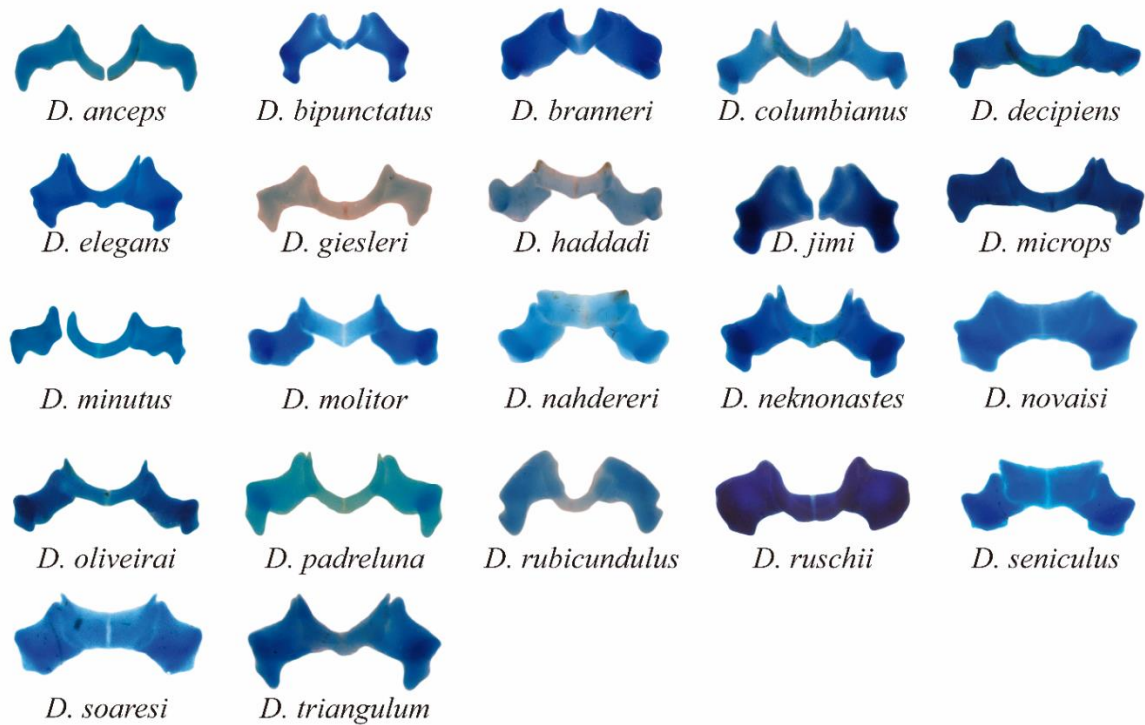


Figura 9. Diversidade da cartilagem infrarostral das 23 espécies de *Dendropsophus* analisadas no presente trabalho. Imagem sem escala.

APÊNDICE 2.

Tabela 1. Composição da tribo Dendropsophini incluindo as espécies analisadas em seus respectivos grupos de espécies (Orrico et al. 2021). Dados da coleção e descrições originais tanto da espécie quanto do girino são fornecidos. N, número total de espécimes examinados (todos analisados quanto à morfologia externa) e respectivos estágios segundo Gosner (1960).

Espécie	Tombo	N (estágios)	Descrição da espécie	Morfologia externa do girino	Cavidade bucal	Condrocrânio	Musculatura
<i>Xenohyla</i>							
<i>Xenohyla truncata</i>	UFMG-G 2581		(Izecksohn 1959)	Izecksohn (1996)	Dias et al. (2022)	Dias et al. (2022)	Dias et al. (2022)
Grupo <i>Dendropsophus ruschii</i>							
<i>D. ruschii</i>	UFMG-G 2613	6 (26-31)	(Weygoldt & Peixoto 1987)	Weygoldt & Peixoto (1987)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus decipiens</i>							
<i>D. decipiens</i>	UFMG-G 1310	10 (31-41)	(Lutz 1925)	Bokermann (1963)	Dias et al. (2019)	Dias et al. (2019); Presente estudo.	Dias et al. (2019); Presente estudo.
<i>D. haddadi</i>	UFMG-G 2632	4 (34-36)	(Bastos & Pombal 1996)	Lourenco-De-Moraes et al. (2012)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. oliverai</i>	UFMG-G 2630	5 (30-40)	(Bokermann 1963)	Pugliesi et al. (2000)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus parviceps</i>							
<i>D. garagoensis</i>	-	-	(Kaplan 1991)	Kaplan (1991)	(Kaplan, 1991)	Não descrito	Não descrito
<i>D. giesleri</i>	UFMG-G 862	10 (33-38)	(Mertens 1950)	Santos & Silva (1998)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. microps</i>	UFMG-G 1547	10 (33-37)	(Peters 1872)	Santos & Silva (1998)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. padreluna</i>	UFMG-G 2076	5 (28-38)	(Kaplan & Ruiz-Carranza 1997)	Kaplan & Ruiz-Carranza (1997)	Kaplan & Ruiz-Carranza (1997); Presente estudo.	Presente estudo	Presente estudo
Espécie	Tombo	N (estágios)	Descrição da espécie	Morfologia externa do girino	Cavidade bucal	Condrocrânio	Musculatura

<i>D. parviceps</i>			(Boulenger, 1882)	Duellman (1978)	Presente estudo	Não descrito	Não descrito
<i>D. virolinensis</i>	-	-	(Kaplan & Ruiz-Carranza 1997)	Kaplan & Ruiz-Carranza (1997)	Kaplan & Ruiz-Carranza (1997)	Não descrito	Não descrito
Grupo <i>Dendropsophus molitor</i>							
<i>D. molitor</i>	UFMG-G 2007	4 (34-37)	(Schmidt, 1857)		Presente estudo	Arenas-Rodriguez et al. (2018); Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus columbianus</i>							
<i>D. columbianus</i>	UFMG-G 2162	2 (29-39)	(Boettger, 1892)	Duellman & Trueb (1983)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus marmoratus</i>							
<i>D. nahdereri</i>	UFMG-G 2691	3 (35)	(Lutz & Bokermann, 1963)	Peixoto & Gomes (1999)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. novaisi</i>	UFMG-G 2636	5 (33-39)	(Bokermann, 1968)	Ruas et al. (2018)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. seniculus</i>	UFMG-G 1680	7 (35-39)	(Cope, 1868)	Gomes & Peixoto (1991)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. soaresi</i>	IFPI	10 (34-39)	(Caramaschi & Jim, 1983)	Gomes & Peixoto (1991)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus minutus</i>							
<i>D. minutus</i>	UFMG-G	10 (30-40)	(Peters, 1872)	Kenny (1969)	Echeverria (1997); Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. stingi</i>	-	-	(Kaplan, 1994)	Kaplan (1994)	Kaplan & Ruiz-Carranza (1997)		
Grupo <i>Dendropsophus leucophyllatus</i>							
<i>D. anceps</i>	UFMG-G 2635	5 (33-36)	(Lutz, 1929)	Lutz (1973)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Espécie	Tombo	N (estágios)	Descrição da espécie	Morfologia externa do girino	Cavidade bucal	Condrocrânio	Musculatura

<i>D. ebbractus</i>	-	-	(Cope, 1874)	Lips & Savage (1996)	Wassersug (1980)		
<i>D. elegans</i>	UFMG-G 969	10 (26-31)	(Wied-Neuwied, 1824)	Gomes & Peixoto (1191)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. nekronastes</i>	UFMG-G 2634	5 (27-31)	Dias et al. (2017)	Mira-Mendes et al. (2022)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. triangulum</i>	UFMG-G 2160	4 (35-38)	(Gunther, 1869)	Duellman (1978)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. sarayacuensis</i>			(Shreve, 1935)	Schulze et al. (2015)	Wassersug (1980); Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Grupo <i>Dendropsophus microcephalus</i>							
<i>D. bipunctatus</i>	UFMG-G 2646	6 (27-39)	(Spix, 1824)	Cruz & Dias (1991)	Presente estudo		
<i>D. branneri</i>	UFMG-G 2635	6 (34-40)	(Cochran, 1948)	De Abreu et al. (2015)	Presente estudo		
<i>D. jimi</i>	UFMG-G 2581	9 (30-31)	(Napoli & Caramaschi, 1999)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>D. nanus</i>	UFMG-G 482	10 (32-40)	(Boulenger, 1889)	Lavilla (1990)	Vera-Candioti (2007); Presente estudo	Vera-Candioti (2007); Presente estudo	Vera-Candioti (2007); Presente estudo
<i>D. microcephalus</i>	-	-	(Cope, 1886)	Lynch (2006)	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)
<i>D. rubicundulus</i>	UFMG-G 2703	3 (35-38)	(Reinhardt & Lütken, 1862)	Pugliesi et al. (2001)	Não descrito	Presente estudo	Presente estudo

Tabela 2. Representantes do grupo externo analisados, incluindo espécies utilizadas por Orrico et al. (2021) e demais substituições. Dados da coleção e descrições originais tanto da espécie quanto do girino são fornecidos. N, número total de espécimes examinados (todos analisados quanto à morfologia externa) e respectivos estágios segundo Gosner (1960).

Espécie	Tombo	N (estágios)	Descrição da espécie	Morfologia externa do girino	Cavidade bucal	Condrocrânio	Musculatura
Hylini							

<i>Hyla annectans</i>	-	-	(Jerdon, 1870)	Não descrito	Não descrito	Haas (2003)	Haas (2003)
<i>Dryophytes cinereus</i>	-	-	(Schneider, 1799)	Trauth et al. (2004)	Não descrito	Haas (2003)	Haas (2003)
Lophyolini							
<i>Trachycephalus typhonius</i>	UFMG-G 344	4 (26-26)	(Linnaeus, 1758)	Schiesari et al. (1996)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>Phyllodytes luteolus</i>	UFMG-G 2599, 2623	9 (25-40)	(Wied-Neuwied, 1821)	Bokermann (1966)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
Scinaxini							
<i>Scinax feioi</i>	UFMG-G	10 (27-35)	Lourenço et al. (2020)	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo	Presente estudo
<i>Scinax aff pinima</i>	-	-	(Bokermann and Sazima, 1973)	Bokermann & Sazima (1973)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)
<i>Scinax uruguayus</i>	-	-	(Schmidt, 1944)	Koelnc et al. (2003)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)
<i>Scinax albicans</i>	-	-	Bokermann, 1967	Carvalho-e-Silva & Carvalho-e-Silva (1994)	Presente estudo	Não descrito	Não descrito
<i>Scinax berthae</i>	-	-	(Barrio, 1962)	De Sá et al. (1997)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)	Alcade et al. (2011)
<i>Scinax boulengeri</i>	-	-	(Cope, 1887)	Duellman (1970)	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)
Espécie	Tombo	N (estágios)	Descrição da espécie	Morfologia externa do girino	Cavidade bucal	Condrocrânio	Musculatura
<i>Scinax nasicus</i>	-	-	(Cope, 1862)	Vera-Candioti (2007); Presente estudo	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)	Vera-Candioti (2007)

